



ZEITSCHRIFT
FÜR
INDUKTIVE ABSTAMMUNGS-
UND
VERERBUNGSLEHRE

HERAUSGEGEBEN VON

E. BAUR (BERLIN-DAHLEM), **C. CORRENS** (BERLIN-DAHLEM),
G. STEINMANN (BONN), **R. v. WETTSTEIN** (WIEN)

REDIGIERT VON

E. BAUR (BERLIN-DAHLEM)

IN VERBINDUNG MIT

E. JAWORSKI-BONN (NEUE LITER.), **H. NACHTSHEIM**-BERLIN-DAHLEM (REFERATE),
E. SCHIEMANN-BERLIN-DAHLEM (NEUE LITER.), **G. STEINMANN**-BONN (REF. PAL.),
F. v. WETTSTEIN-GÖTTINGEN (REF. BOTANIK)

SUPPLEMENTBAND I

LEIPZIG
VERLAG VON GEBRÜDER BORNTRAEGER
1928



Die Eröffnungssitzung des Kongresses im groß



Vortragssaal des Langenbeck-Virchow-Hauses

Welt-Photo-Bericht phot.

International Congress of Genetics,
Proceedings

VERHANDLUNGEN

DES

V. INTERNATIONALEN KONGRESSES FÜR VERERBUNGSWISSENSCHAFT BERLIN 1927

HERAUSGEGEBEN

VON

HANS NACHTSHEIM

GENERALSEKRETÄR DES KONGRESSES

QH
431
A1I6
1927
vol. 1

BAND I

MIT 183 TEXTFIGUREN, 7 TAFELN
UND EINEM TITELBILD

LEIPZIG

VERLAG VON GEBRÜDER BORNTRAEGER

1928

Alle Rechte vorbehalten

Druck von A. W. Hayn's Erben, Potsdam

Vorwort

Es ist fast zur Regel geworden, daß die Verhandlungen internationaler Kongresse erst Jahr und Tag nach den Versammlungen im Druck erscheinen. Die selbständige Herausgabe der Kongreßverhandlungen hat aber meines Erachtens nur dann einen Sinn, wenn die Arbeiten des Kongresses auf diese Weise rascher zur Veröffentlichung gelangen, als wenn sie in den Fachzeitschriften zum Abdruck kommen. Wenn es gelungen ist, die „Verhandlungen des V. Internationalen Kongresses für Vererbungswissenschaft“, der im September 1927 in Berlin stattfand, bereits ein halbes Jahr nach dem Kongreß der Öffentlichkeit zu übergeben — der zweite Band wird dem ersten in wenigen Wochen folgen —, so gebührt der Dank den zahlreichen Mitarbeitern an den „Verhandlungen“, die fast ausnahmslos der Bitte der Kongreßleitung entsprachen und ihre (mehr oder weniger) druckfertigen Manuskripte noch während des Kongresses einreichten. Und wenn unmittelbar nach dem Kongreß mit der Drucklegung begonnen werden konnte, so verdanken wir das weiterhin der Verlagsbuchhandlung. Da die Beteiligung am Kongreß und die Zahl der angemeldeten Vorträge unsere Erwartungen weit übertroffen hatte, nahmen auch die „Verhandlungen“ einen wesentlich stärkeren Umfang an. Aus dem einen starken Band, mit dem wir gerechnet hatten, wurden zwei. Obwohl sich dadurch manche unvorhergesehenen Schwierigkeiten ergaben, erklärte sich Herr Dr. Thost, der Inhaber der Verlagsbuchhandlung Gebrüder Borntraeger, doch sofort bereit, die Drucklegung unverzüglich in Angriff zu nehmen. Auch dafür, daß er allen unseren Wünschen betreffend die Ausstattung der „Verhandlungen“ bereitwillig entgegenkam, sei ihm der Dank der Kongreßleitung ausgesprochen.

Die mühevollen, aber doch so wichtige Arbeit der Herstellung des Autoren- und Sachregisters übernahm Herr Dr. C. A. Mirbt, dem dafür ebenfalls herzlich gedankt sei.

Berlin-Dahlem, den 1. März 1928.

Institut für Vererbungsforschung

Hans Nachtsheim

Inhalt des ersten Bandes

Erster Teil: Kongreßbericht, erstattet von dem Generalsekretär

	Seite
Vorgeschichte des Kongresses	1
Die Vorbereitung des Kongresses	4
Organisation des Kongresses	10
Ortsausschuß	10
Erweiterter Ausschuß	10
Damenausschuß	11
Ehrenpräsidium	11
Geschäftsleitung	12
Sektionen	12
Der Verlauf des Kongresses	13
Liste der Mitglieder	13
Offizielle Vertreter der Länder, Behörden usw.	39
Allgemeines Programm	46
Allgemeine Sitzungen	50
Sektionssitzungen	64
Geschäftssitzung	76
Besichtigung der Institute in Dahlem	78
Gesellschaftliche Veranstaltungen	82
Veranstaltungen des Damenausschusses	102
Exkursionen	103

Zweiter Teil: Kongreßverhandlungen

Vorträge der Allgemeinen Sitzungen	117
Blakeslee, A. F., Genetics of <i>Datura</i>	117
✓ Correns, C., Über nichtmendelnde Vererbung	131
Crew, F. A. E., The Organisation and Function of an Animal Breeding Research Department	169
Demeree, M., The Behavior of Mutable Genes	183
Federley, H., Chromosomenverhältnisse bei Mischlingen	194
✓ Goldschmidt, R., Gen und Außencharakter	223
✓ Muller, H. J., The Problem of Genic Modification	234
Pearl, R., Eugenics	261
Pézard, A., Les Hormones sexuelles et l'Hérédité mendélienne chez les Gallinacés	283

Ploetz, A., Bisherige private und staatliche Förderung der Rassenhygiene und Eugenik und ihre nächste Weiterentwicklung . .	310
Rosenberg, O., Speziesbildung mit Vervielfältigung von Chromosomen	332
Vavilov, N. I., Geographische Genzentren unserer Kulturpflanzen . .	342
Wettstein, R., Das Problem der Evolution und die moderne Vererbungslehre	370
Winkler, H., Zur Theorie der Crossing-over-Erscheinungen (Referat).	381

Vorträge der Sektionen:

Andersson, I., The Inheritance of Variegation in some Ferns (Abstract)	382
Artom, C., Il Diploidismo e il Tetraploidismo dell' <i>Artemia salina</i> . .	384
Bamber, R. C. and Herdman, E. C., The Problem of the Tortoiseshell Male Cat.	387
Diskussion: Wriedt—Bamber	
Banta, A. M. and Wood, Th. R., Inheritance in Parthenogenesis and in Sexual Reproduction in <i>Cladocera</i>	391
Banta, A. M. and Wood, Th. R., A Thermal Race of <i>Cladocera</i> Originating by Mutation	397
Baur, E., Die Möglichkeit eines gesetzlichen Schutzes von Neuzüchtungen.	399
Diskussion: Fruwirth—Tschermak—Baur	
Bělař, K., Über die Naturtreue des fixierten Präparats.	402
Bemmelen, J. F. van, Die Vererbung der Haarform beim Menschen .	408
Bernstein, F., Die Theorien des Crossing-over vom statistischen Standpunkt	422
Bernstein, F., Über mendelistische Anthropologie	431
Blackburn, K. B., Chromosome Number in <i>Silene</i> and the Neighbouring Genera	439
Bleier, H., Zytologische Untersuchungen an seltenen Getreide- und Rübenbastarden	447
Bluhm, A., Einiges über Erbllichkeit und Umweltbedingtheit des Geburtsgewichtes und der zeitlichen postfetalen Organentwicklung; sowie über die Beziehungen zwischen beiden (nach Versuchen mit <i>Mus. musc. alb.</i>)	453
Boeuf, F., Influence probable de l'Etat hétérozygote sur la Productivité du Blé tendre (Essais préliminaires).	468
Diskussion: Przyborowski—Baur—Tschermak—Lathouwers	
~Bonnier, G., The Production of Right Ovaries and Right Ovotestes as the Result of Early Castration in the Female Chick (Abstract). .	484
Brieger, F., Über Artkreuzungen in der Gattung <i>Nicotiana</i>	485
Brinkmann, R., Statistisch-phylogenetische Untersuchungen an Ammoniten	496
Caridroit, F., L'Inversion expérimentale et autonome des Caractères sexuels primaires de la Poule domestique et la Cytologie sexuelle (Résumé).	514
Castrilli, V., Die Säuglingssterblichkeit in Bari (Italien)	515
Chodat, F., La Mutation chez les Champignons (Résumé).	520

	Seite
Chodat, R., Les Clones chez les Algues inférieures	522
Christiansen-Weniger, F., Der anatomische Blattbau und der Entwicklungs- rhythmus einiger Weizensorten und Untersuchungen über ihre Modifizierbarkeit (Vorläufige Mitteilung)	531
Clausen, R. E., Interspecific Hybridization and the Origin of Species in <i>Nicotiana</i>	547
Cleland, R. E., The Genetics of <i>Oenothera</i> in Relation to Chromosome Behavior, with Special Reference to Certain Hybrids	554
Crépin, Ch., Les Fausses Folles Avoines; Mutations ou Hybrides?	568
Diskussion: Nilsson-Ehle — Huskins	
Curtius, F., Die Vererbung der menschlichen Phlebektasien (Referat) Diskussion: Czellitzer — Curtius	576
Czellitzer, A., Die Vererbung hochgradiger Kurzsichtigkeit (auf Grund einer 27-jährigen Sammelforschung)	578
Davenport, C. B., Is there Inheritance of Twinning Tendency from the Father's Side?	595
Diskussion: Bamber — Weinberg — Bonnevie — Gumbel Curtius — Hammond — Davenport	
Duckart, J., Ergebnisse neunjähriger Inzestzuchtversuche bei Roggen . . .	603
✓ Dunn, L. C., The Effect of Inbreeding and Crossbreeding on Fowls . . .	609
East, E. M., The Genetics of Trimorphism in <i>Lythrum salicaria</i>	618
East, E. M., Heredity in the Genus <i>Fragaria</i> with Special Reference to the False Hybrids of Millardet	625
Enriques, P., Le diverse forme di eredità „legata col sesso“ nella specie umana, e la loro spiegazione.	631
Ernst, A., Zur Genetik der Heterostylie	635
Eyster, W. H., The Mechanism of Variegations	666
Flügge, I., Die natürliche Auslese bei der Ausbreitung von Familien- stämmen und Menschentypen	687
Furuhata, T., On the Heredity of the Blood Groups	705
Gaidukov, N., Über die Konvergenzen (Referat)	736
Garkawy, O., Die Grundlagen der Selektionsarbeit mit Milchvieh in einigen Gebieten der Russischen S. S. R.	737
Gates, R. R., The Relations of Cytology to Genetics in <i>Oenothera</i> . . .	749
Gates, R. R., Inter-Racial Inheritance in Man (Abstract)	759
Gleisberg, W., Klonenauslese bei Obstunterlagen	761
Goddyn, W. A., Demonstration einiger in Südafrika wild wachsender Pflanzenbastarde sowie dort vorkommender Kreuzungsprodukte verschiedener Menschenrassen. Ergebnisse einer Reise durch Südafrika 1926—1927	773
Gun, W. T. J., Hereditary Ability in Notable Families (Abstract) . . .	776
Diskussion: Flügge — Power — Gun	
Haase-Bessell, G., Über Genombindungen	778
Diskussion: Huskins	

V. Internationaler Kongreß für Vererbungswissenschaft

Erster Teil Kongreßbericht

Vorgeschichte des Kongresses

Wer einmal die Geschichte der Genetik schreibt, wird interessantes Material für die Entwicklung dieses jungen Zweiges der Biologie in den Berichten über die internationalen Kongresse für Vererbungswissenschaft finden. Die Tagung, welche vom 11. bis 17. September 1927 in Berlin stattfand, wird als V. Internationaler Kongreß für Vererbungswissenschaft bezeichnet. Vier Tagungen gingen somit voraus, von denen die erste im Jahre 1899 in London abgehalten wurde, also zu einer Zeit, als die Vererbungswissenschaft eigentlich noch gar nicht existierte, denn 1900, das Jahr der Wiederentdeckung Mendels, ist das Geburtsjahr der Genetik. Und in Wirklichkeit war denn auch diese Tagung im Jahre 1899 noch kein Kongreß für Vererbungswissenschaft. „International Conference on Hybridisation and Plant Breeding“ war die offizielle Bezeichnung der Versammlung, die von der Royal Horticultural Society in London organisiert wurde und im wesentlichen eine internationale Tagung der Gartenbau-Gesellschaften darstellte.

Nicht viel anders war es mit der zweiten Tagung, welche auf Einladung der Horticultural Society of New York im Jahre 1902 abgehalten wurde. Mendel war zwar wiederentdeckt, aber die neuen Erkenntnisse waren noch zu neu, als daß sie schon hätten in weitere Kreise der Züchter dringen können.

Im Jahre 1906 lud die Royal Horticultural Society abermals zu einer internationalen Versammlung nach London ein. Auch dieser dritte Kongreß wurde als „International Conference on Hybridisation and Plant Breeding“ angekündigt. Es dominierten auch dieses Mal

noch die Vorträge über neue Blumensorten, und der Bericht über die Tagung ist reich an Abbildungen hübscher Orchideen und Nelken, prächtiger Gladiolen und Rosen, Primeln und Narzissen. Aber daneben finden sich doch auch schon einige Vorträge bekannter Pioniere der Genetik, die ins Gebiet neuzeitlicher Vererbungswissenschaft führen. W. Bateson war Präsident des Kongresses, und es ist von besonderem historischen Interesse, heute die Worte zu lesen, mit denen er damals den Kongreß eröffnete. Er empfand, daß das Arbeitsfeld dieser Tagungen über den Rahmen, der ihnen ursprünglich gegeben war, hinauswuchs, daß eine ganz neue Wissenschaft sich zu entwickeln begonnen hatte. „The science itself is still nameless“, so sagt Bateson in seiner Adresse, „and we can only describe our pursuit by cumbrous and often misleading periphrasis. To meet this difficulty I suggest for the consideration of this Congress the term **Genetics**, which sufficiently indicates that our labours are devoted to the elucidation of the phenomena of heredity and variation“. Und weiter sagt er: „Not even the time-honoured distinction between things botanical and things zoological is valid in Genetics, and I notice with satisfaction that though we meet as guests of the Royal Horticultural Society, and though by the nature of the case plants figure most in the bill, yet animals by no means are excluded.“ Bateson weist mit diesen Worten darauf hin, daß in dem Programm dieses Gartenbaukongresses zum ersten Male Vorträgen Raum gegönnt war, die sich mit Vererbungsversuchen an Mäusen, Kaninchen und Hühnern beschäftigen. Somit war die neue Wissenschaft, die berufen war, die beiden Schwesterwissenschaften Botanik und Zoologie wieder zusammenzuführen, aus der Taufe gehoben.

Der erste wirkliche Kongreß für Genetik wurde nun die nächste Tagung, die „IV^e Conférence Internationale de Génétique“ im Jahre 1911 in Paris. Zwar stand auch sie unter dem Patronat der Société Nationale d'Horticulture de France, aber Vorträge aus dem Gebiete des reinen Gartenbaues enthielt das Programm kaum noch, und der Unterschied gegenüber den früheren Kongressen fällt bereits in die Augen, wenn wir die Abbildungen des Berichtes über diese Tagung ansehen. Die Abbildungen schöner Blumen sind verschwunden. An ihre Stelle sind Versuchspflanzen getreten, die allerdings unser ästhetisches Empfinden weniger befriedigen, uns in der Erbanalyse aber rascher weiter bringen als die alten Versuchsobjekte. Daneben wird über zahlreiche Versuche mit Tieren berichtet, und als neues Objekt für den Genetiker ist noch der Mensch hinzugekommen.

Auf die Tagung in Paris sollte ein internationaler Kongreß in Berlin im Jahre 1916 folgen. Der Weltkrieg hat die Abhaltung dieser Tagung vereitelt, und es hat 16 Jahre gedauert, bis ein neuer Kongreß zustande kam, der von der Deutschen Gesellschaft für Vererbungswissenschaft organisierte „V. Internationale Kongreß für Vererbungswissenschaft“.

In Paris war ein internationaler Ausschuß gewählt worden, der den nächsten Vererbungskongreß vorbereiten sollte. Diesem Ausschuß gehörten an: W. Bateson (Großbritannien) als Vorsitzender, E. Baur (Deutschland), E. von Tschermak (Österreich), W. Johannsen (Dänemark), Ph. de Vilmorin (Frankreich), J. P. Lotsy (Holland), H. Nilsson-Ehle (Schweden), W. F. Swingle (U. S. A.), A. Lang (Schweiz). Als nun im Jahre 1925 auf der Jahresversammlung der Deutschen Gesellschaft für Vererbungswissenschaft E. Baur zum Vorsitzenden der Gesellschaft gewählt wurde, erschien es ihm an der Zeit, an die Einberufung des für 1916 geplanten Kongresses zu denken, und er schlug der Gesellschaft vor, für 1927 einen internationalen Kongreß für Vererbungswissenschaft vorzubereiten. Die Gesellschaft nahm diesen Vorschlag an und ließ hierauf eine Einladung an W. Bateson als Vorsitzenden des in Paris gewählten permanenten Ausschusses ergehen. Leider hatte der Ausschuß zwei seiner Mitglieder — Ph. de Vilmorin und A. Lang — in der Zwischenzeit durch den Tod verloren. Von den übrigen Mitgliedern konnte Bateson in einem Briefe an Prof. Baur vom 8. Oktober 1925 mitteilen, daß sie der Einladung alle freudig zustimmten. Im weiteren Verlaufe der Verhandlungen mit Bateson wurde dann der September 1927 für den Kongreß in Aussicht genommen. Leider war es Bateson nicht vergönnt, an den ferneren Vorbereitungen teilzunehmen und vor allem, den Kongreß selbst, dem er mit großen Erwartungen entgegensah, mitzumachen. Am 8. Februar 1926 erteilte den Vierundsechzigjährigen ein allzu früher Tod. Die Genetik verlor mit ihm ihren Führer, und die internationalen Kongresse unserer Wissenschaft verloren eine ihrer markantesten Persönlichkeiten.



Das Institut für Vererbungsforschung
der Landwirtschaftlichen Hochschule in Berlin-Dahlem

Die Vorbereitung des Kongresses

Bereits auf der fünften Jahresversammlung der Deutschen Gesellschaft für Vererbungswissenschaft, die vom 3. bis 5. August 1925 in Hamburg stattfand, hatte die Gesellschaft einen Ortsausschuß für die Vorbereitung des Kongresses gewählt mit E. Baur als Vorsitzendem und H. Nachtsheim, dem Geschäftsführer der Gesellschaft, als Schriftführer. Dem Ortsausschuß gehörten ferner noch an: C. Correns, R. Goldschmidt, M. Hartmann und H. Kniep, sämtlich in Berlin-Dahlem. Später trat dazu noch K. Bělař, der den Schriftführer während dessen Aufenthalt in Amerika (April 1926 bis Juni 1927) vertrat.

Nachdem im Oktober 1925 Bateson als Vorsitzender des permanenten Ausschusses dem Kongreß in Berlin für September 1927 zugestimmt hatte, trat dem Ortsausschuß noch ein erweiterter Ausschuß zur Vorbereitung des Kongresses zur Seite, der sich aus den Vertretern der folgenden Behörden und der an dem Kongreß besonders interessierten Gesellschaften zusammensetzte: Reichsministerium des Äußern, Reichsministerium des Innern, Reichsministerium für Ernährung und Landwirtschaft, Preußisches Ministerium für Wissenschaft, Kunst und Volksbildung, Preußisches Ministerium für Landwirtschaft,

Domänen und Forsten, Preußisches Ministerium für Volkswohlfahrt, Magistrat der Stadt Berlin, Notgemeinschaft der Deutschen Wissenschaft, Reichsgesundheitsamt, Deutsche Botanische Gesellschaft, Deutsche Zoologische Gesellschaft, Deutsche Gesellschaft für Rassenhygiene, Deutsche Landwirtschafts-Gesellschaft.

Über diese ersten Vorbereitungen wurde eine Mitteilung in dem Bericht über die Hamburger Tagung der Deutschen Gesellschaft für Vererbungswissenschaft veröffentlicht, der in Band 41 der „Zeitschrift für induktive Abstammungs- und Vererbungslehre“ erschien. In der genannten Zeitschrift wurden dann fortlaufend auch die weiteren Mitteilungen über den Kongreß bis zur Versendung der ersten Einladungen veröffentlicht. Die Mitteilungen wurden zudem an alle Redaktionen der an dem Kongreß interessierten Zeitschriften versandt, von denen die Mehrzahl sie ebenfalls veröffentlichte.

In einer am 17. Februar 1926 stattgehabten Sitzung beschloß der Ortsausschuß gemeinsam mit dem erweiterten Ausschuß, den V. Internationalen Kongreß für Vererbungswissenschaft in unmittelbarem Anschluß an den X. Internationalen Zoologenkongreß in Budapest, d. h. in den Tagen vom 11. bis 17. September 1927 in Berlin abzuhalten. Es wurde ferner beschlossen, jeweils die Vormittage für allgemeine Sitzungen freizuhalten, in denen hervorragende Vertreter des Faches über die wichtigsten Probleme der Genetik berichten sollten. An den Nachmittagen sollten Fachsitzungen stattfinden, in denen Referate erstattet und Vorträge über Einzelfragen gehalten werden sollten.

Der Sommer 1926 verging mit der Gewinnung der Redner für die allgemeinen Sitzungen und mit der Beschaffung des für die Versendung der Einladungen erforderlichen Adressenmaterials. Leider erhielten wir nicht von allen, die wir als Redner für die allgemeinen Sitzungen in Aussicht genommen hatten, Zusagen. So hatten wir vor allem gehofft, daß der erfolgreichste Genetiker der letzten Jahre, Prof. T. H. Morgan, zum Kongreß kommen und einen der Hauptvorträge halten werde. Er konnte sich indessen nicht entschließen, seine Beteiligung am Kongreß zuzusagen und den Vortrag zu übernehmen. Sein und seiner Mitarbeiter Bridges und Sturtevant Fehlen beim Kongreß wurde, wie hier schon, dem Bericht vorausseilend, gesagt sei, von vielen Kongreßteilnehmern lebhaft bedauert.

Die Beschaffung der Adressen wurde uns durch die freundliche Unterstützung ausländischer Kollegen sehr erleichtert. In den meisten in Frage kommenden Ländern hatten wir einen Vertrauensmann, der

die Listen der an dem Kongreß interessierten Biologen, Mediziner, Pflanzenzüchter, Tierzüchter usw. zusammenstellte. Ihnen sei auch hier nochmals für ihre Mitarbeit gedankt.

Gegen Ende 1926 wurde dann die erste Einladung versandt. In dieser wurde mitgeteilt, daß der Kongreß völlig internationalen Charakter haben werde. Als Kongreßsprachen wurden, dem bisherigen Herkommen entsprechend, Deutsch, Englisch und Französisch in Aussicht genommen. Die etwaige Zulassung weiterer Sprachen wurde der Entscheidung der Versammlung in der ersten Kongreßsitzung überlassen. Für die Erwerbung der Mitgliedschaft des Kongresses wurde ein Betrag von 15 Reichsmark festgesetzt. Die Zahlung dieses Beitrages sollte zur Teilnahme an sämtlichen Veranstaltungen des Kongresses berechtigen. Für den Bezug der Kongreßverhandlungen wurde ein Subskriptionspreis von 30 Reichsmark festgesetzt. Weiter wurde noch kurz mitgeteilt, daß verschiedene Empfänge und Festlichkeiten geplant seien sowie ein Ausflug nach Potsdam und im Anschluß an den Kongreß eine Exkursion zur Besichtigung einiger größerer Pflanzen- und Tierzuchtbetriebe.

Diese erste Einladung wurde in etwa 3500 Exemplaren versandt. Außer an Einzelpersonen ging die Einladung auch an die an dem Kongreß interessierten Behörden, Akademien, Hochschulen und Gesellschaften mit einem besonderen Anschreiben, in dem die Bitte ausgesprochen wurde, Vertreter zum Kongreß zu entsenden.

Ein ausführlicheres Programm wurde im Mai 1927 versandt, und ein weiteres, drittes, das bereits die Liste der bis Ende Juli angemeldeten Vorträge enthielt, kam in den ersten Augusttagen noch zur Versendung. Sämtliche Einladungen und Programme wurden in drei Sprachen gedruckt, deutsch, englisch und französisch.

Die Zahl der auf die erste Einladung hin angemeldeten Vorträge war so groß, daß in dem zweiten Programm bereits die Bildung von drei getrennten Sektionen für die Einzelvorträge vorgesehen wurde. Auch diese Einteilung erwies sich jedoch späterhin als ungenügend, und es wurden schließlich sechs Sektionen gebildet: Sektion I Allgemeine Genetik, Sektion II Genetik und Zytologie, Sektion III Genetik der Kulturpflanzen, Sektion IV Haustiergenetik, Sektion V Vererbung beim Menschen, Sektion VI Eugenik. Trotz dieser weitgehenden Unterteilung kamen auf einige Sektionen noch so viele Vorträge, daß 20 Minuten im Maximum als Redezeit für einen Vortrag festgesetzt werden mußten, und der Kongreß hat dann späterhin auch gezeigt,

daß selbst bei dieser Begrenzung der Redezeit für eine Diskussion kaum noch Zeit blieb. Einschließlich der Vorträge der allgemeinen Sitzungen und der verspätet angemeldeten Vorträge belief sich die Zahl der Vorträge auf über 160. Von diesen fielen einige aus, weil die Vortragenden nicht zum Kongreß erschienen, einige andere wurden wegen der Überlastung des Programms der Sektionen zurückgezogen.

Leider mußten auch in dem Programm für die allgemeinen Sitzungen im letzten Augenblick noch einige Änderungen vorgenommen werden. J. Seiler mußte infolge Krankheit das von ihm in Aussicht gestellte Referat über die Geschlechtschromosomenfrage zurückziehen. An seine Stelle trat M. Demerec, dessen Vortrag ursprünglich für Sektion I in Aussicht genommen war. R. Pearl, der bereits in Europa war, mußte aus dienstlichen Gründen wenige Tage vor dem Kongreß nach Amerika zurückkehren und konnte infolgedessen sein Referat über Eugenik nicht erstatten. Statt seiner sprach A. Ploetz, dessen Vortrag für Sektion VI angesetzt war. Und schließlich mußte auch noch das Referat von C. Correns über nichtmendelnde Vererbung infolge plötzlicher Erkrankung des Redners ausfallen. Für ihn sprang R. Goldschmidt ein. Die beiden Referate von Pearl und Correns waren bereits ausgearbeitet und sind beide in den folgenden Verhandlungen abgedruckt.

Um bei der großen Fülle von Vorträgen und der infolgedessen sich ergebenden Notwendigkeit von Parallelsitzungen der Sektionen den Kongreßteilnehmern die Möglichkeit zu geben, sich über den wichtigsten Inhalt der einzelnen Vorträge bereits vorher zu orientieren, wurde beschlossen, ein Heft mit Autoreferaten der Vortragenden zu veröffentlichen, das als Sonderheft der „Zeitschrift für induktive Abstammungs- und Vererbungslehre“ erscheinen sollte. Der Aufforderung zur Einsendung von Autoreferaten entsprach dankenswerter Weise auch die große Mehrzahl der Vortragenden, so daß der Plan verwirklicht werden konnte. Das Referatenheft wurde den Teilnehmern als Geschenk der Verlagsbuchhandlung Borntraeger überreicht.

Um weitere Kreise auf den Kongreß aufmerksam zu machen, wurden andere Zeitschriften veranlaßt, ihre zum Kongreß erscheinenden Nummern speziell der Vererbungswissenschaft zu widmen. So veröffentlichten die „Naturwissenschaften“ ein Heft mit Beiträgen von Baur, Bělař, Brieger und Stern, das der Verlag Springer den Kongreßteilnehmern überreichen ließ. Und ebenso veröffentlichte die „Illustrierte Landwirtschaftliche Zeitung“ eine Vererbungs-Sonder-

nummer mit Beiträgen von Baur, Roemer, Nachtsheim, Appel, Kronacher, Brieger, Bělař, Kosswig, v. Patow, Schiemann, Husfeld und Bartsch. Auch diese Sondernummer ließ der Verlag den Teilnehmern überreichen.

Aus den Vorbereitungsarbeiten sei ferner noch erwähnt, daß dem Ortsausschuß in den letzten Wochen vor dem Kongreß weitere Hilfskräfte zur Seite traten. So übernahm Frl. P. Hertwig die Vorbereitung der mikroskopischen und sonstigen Demonstrationen für welche die Firmen C. Zeiss und E. Leitz freundlicherweise Mikroskope und andere Instrumente zur Verfügung stellten. C. Stern sorgte für die Lichtbilder und episkopischen Demonstrationen zu den Vorträgen. E. Horn bereitete die Exkursionen vor. Besondere Verdienste um die Organisation des Damenausschusses und die Vorbereitung der Veranstaltungen des Damenausschusses erwarb sich O. Mangold.

Im Kongreßbureau halfen außer den bereits Genannten die Damen: M. Doblin, I. Fournes, A. Kaiser, A. Lenz, K. Pariser, B. Rettig, Ch. Schoenawa, P. Severin und Ch. Zipfel sowie die Herren: F. Brieger, J. Hämmerling, V. Hamburger, R. Kordes, G. Kretschmer, C. A. Mirbt, E. Schratz, O. Thiel und H. Zinker-nagel. Wenn es gelungen ist, den Kongreß trotz der unerwartet starken Beteiligung im großen und ganzen zur Zufriedenheit der Teilnehmer durchzuführen, so ist das in erster Linie der aufopfernden Arbeit aller zu verdanken, die im Kongreßbureau tätig waren. Ihnen sei auch hier nochmals der besondere Dank der Kongreßleitung zum Ausdruck gebracht.

Zum Leiter des Pressebureaus wurde mag. pharm. R. Plohn ernannt. Um die Presse rechtzeitig über den Kongreß und seine Bedeutung zu informieren, wurden die in- und ausländischen Pressevertreter einige Wochen vor Beginn des Kongresses zu einem Tee im Institut für Vererbungsforschung nach Dahlem eingeladen, bei dem E. Baur einen Vortrag hielt über die Entwicklung der Vererbungsforschung in den letzten beiden Jahrzehnten. Im Anschluß daran sprach H. Nachtsheim über den kommenden Kongreß, und schließlich gab R. Plohn noch einige spezielle Auskünfte darüber für die Presse.

Während des Kongresses war in der Universität ein eigenes Kongreßpostamt eingerichtet, dessen Stempel unten wiedergegeben ist.

Unsere kurzen Mitteilungen über die Vorbereitung des Kongresses dürfen wir nicht schließen, ohne der Stellen zu gedenken, die uns die Durchführung der Tagung in diesem Umfang ermöglicht haben. Wie

bereits gesagt wurde, war für die Erwerbung der Mitgliedschaft des Kongresses der Betrag von 15 Reichsmark festgesetzt worden. Die Zahlung dieses Beitrages sollte zur Teilnahme an sämtlichen Veranstaltungen des Kongresses berechtigen. Außerdem berechtigte sie zum unentgeltlichen Bezuge einer Damenkarte, die ebenfalls für alle Veranstaltungen Gültigkeit hatte. Bei dem zunächst nicht erwarteten Umfang, den der Kongreß annahm, ergabessich sehr bald, daß die durch die Mitgliedsbeiträge einkommenden Summen bei weitem nicht ausreichten, um die Kosten des Kongresses zu decken. Es wäre auch nicht möglich gewesen, den ursprünglich festgesetzten Kongreßbeitrag beizubehalten, wenn nicht seitens des Reiches und Preußens größere Summen für die Durchführung der Tagung bewilligt worden wären. An der Aufbringung der Gelder beteiligten sich: Das Reichsministerium des Äußeren, das Reichsministerium des Innern, das Reichsministerium für Ernährung und Landwirtschaft, das Preußische Ministerium für Wissenschaft, Kunst und Volksbildung, das Preußische Ministerium für Landwirtschaft, Domänen und Forsten, das Preußische Ministerium für Volkswohlfahrt.

Auch der für die Kongreßverhandlungen festgesetzte Subskriptionspreis von 30 Reichsmark erwies sich bei dem Umfang der Verhandlungen als unzureichend. Für die Drucklegung der Verhandlungen wurde dann durch Bewilligung weiterer Mittel ebenfalls seitens des Reiches und Preußens ein Ausgleich geschaffen. Allen genannten Stellen sei auch hier nochmals der Dank der Kongreßleitung ausgesprochen.



Offizieller Poststempel des Kongresses



M. Aigner phot.

Das Kaiser Wilhelm-Institut für Biologie in Berlin-Dahlem

Organisation des Kongresses

Ortsausschuß :

E. Baur, Vorsitzender

H. Nachtsheim, 1. Schriftführer, K. Bělař, 2. Schriftführer,
C. Correns, R. Goldschmidt, M. Hartmann, H. Kniep.

Erweiterter Ausschuß:

Reichsministerium des Äußern

Legationsrat Dr. Soehring

Reichsministerium des Innern

Ministerialrat Prof. Dr. Taute

Reichsministerium für Ernährung
und Landwirtschaft

Ministerialrat Dr. Koehler

Preußisches Ministerium für
Wissenschaft, Kunst und
Volksbildung

zuerst: Prof. Dr. Schubotz

später: Regierungsrat Dr. Niessen

Preußisches Ministerium für Landwirtschaft, Domänen und Forsten	Staatssekretär Dr. Ramm und zuerst: Geh. Oberregierungsrat Eggert später: Oberregierungsrat Rohde
Preußisches Ministerium für Volkswohlfahrt	Ministerialdirektor Dr. Krohne
Magistrat der Stadt Berlin	Stadtmedizinalrat Prof. Dr. v. Drigalski
Notgemeinschaft der Deutschen Wissenschaft	Staatsminister Dr. Schmidt-Ott, Exzellenz
Reichsgesundheitsamt	Oberregierungsrat Dr. Hesse
Deutsche Botanische Gesellschaft	Prof. Dr. Diels
Deutsche Zoologische Gesellschaft	Prof. Dr. Haecker
Deutsche Gesellschaft für Rassenhygiene	Ministerialdirektor Dr. Krohne
Deutsche Landwirtschafts-Gesellschaft	Domänenrat Dr. h. c. Brödermann

Damenausschuß:

Frau Correns, Vorsitzende, Frau Taute, Schriftführerin,
Frau Baur, Frau Bělař, Frau Diels, Frau Goldschmidt,
Frau Hartmann, Frau Kniep, Frau Nachtsheim.

Ehrenpräsidium:

R. Blanco, Lérida	S. Ikeno, Tokyo
L. Blaringhem, Paris	W. Johannsen, Kopenhagen
K. Bonnevie, Oslo	S. G. Nawaschin, Moskau
C. B. Davenport, Cold Spring Harbor	H. Nilsson-Ehle, Svalöf
P. Enriques, Padua	R. C. Punnett, Cambridge
A. Ernst, Zürich	E. v. Tschermak-Seysenegg, Wien
V. Grégoire, Löwen	H. de Vries, Hilversum
R. v. Hertwig, München	E. B. Wilson, New York

Für die nicht anwesenden Herren Blaringhem, Grégoire, Ikeno, Johannsen, de Vries und Wilson wurden in der Er-

öffnungssitzung die folgenden Mitglieder des Kongresses ins Präsidium gewählt:

M. Caullery, Paris	Ö. Winge, Kopenhagen
V. Lathouwers, Gembloux	T. Tammes, Groningen
S. Goto, Tokyo	

Geschäftsleitung:

Vorsitzender: E. Baur, Berlin-Dahlem.
Generalsekretär: H. Nachtsheim, Berlin-Dahlem.
2. Sekretär: K. Bělař, Berlin-Dahlem.

Sektionen:

I. Allgemeine Genetik.

Vorsitzender: R. v. Hertwig, München.
Schriftführer: F. Brieger, Berlin-Dahlem,
M. Demerec, Cold Spring Harbor,
C. Stern, Berlin-Dahlem,
P. W. Whiting, Boston.

II. Genetik und Zytologie.

Vorsitzender: O. Rosenberg, Stockholm.
Schriftführer: K. Sax, Orono,
J. Seiler, München.

III. Genetik der Kulturpflanzen.

Vorsitzender: H. Nilsson-Ehle, Svalöf.
Schriftführer: M. Pease, Cambridge,
E. Schiemann, Berlin-Dahlem.

IV. Haustiergenetik.

Vorsitzender: R. C. Punnett, Cambridge.
Schriftführer: L. C. Dunn, Storrs,
P. Hertwig, Berlin-Dahlem.

V. Vererbung beim Menschen.

Vorsitzende: K. Bonnevie, Oslo.
Schriftführer: K. H. Bauer, Göttingen,
G. Bonnier, Stockholm.

VI. Eugenik.

Vorsitzender: C. B. Davenport, Cold Spring Harbor.
Schriftführer: R. Fetscher, Dresden.

Der Verlauf des Kongresses

Liste der Mitglieder

In der folgenden Liste sind sämtliche Mitglieder des Kongresses (966) aufgeführt. Diejenigen, welche die Mitgliedschaft des Kongresses erworben haben, bei der Tagung selbst aber nicht zugegen waren, sind durch ein * kenntlich gemacht.

Außer den in der Liste aufgeführten Mitgliedern nahmen noch etwa 100 Studierende, Lehrer usw. am Kongreß teil, denen der Besuch der wissenschaftlichen Veranstaltungen gestattet wurde, auch ohne daß sie die Mitgliedschaft des Kongresses erworben hatten. Die tatsächliche Zahl der Teilnehmer beläuft sich daher auf rund 1000.

Es waren bei dem Kongreß 35 Länder vertreten, und zwar verteilen sich die 903 beim Kongreß anwesenden Mitglieder auf die Länder in der folgenden Weise:

Ägypten	4	Jugoslawien	1
Argentinien	1	Kanada	2
Belgien	3	Litauen	4
Bulgarien	2	Norwegen	9
Chile	1	Österreich	19
Dänemark	2	Palästina	4
Deutsches Reich	533	Polen	11
Estland	1	Rumänien	5
Finnland	5	Rußland	64
Frankreich	16	Schweden	17
Griechenland	1	Schweiz	13
Großbritannien	45	Spanien	16
Holland	21	Südafrika	2
Niederländisch Indien .	1	Tschechoslowakei . . .	7
Indien	1	Tunis	1
Italien	8	Türkei	1
Japan	16	Ungarn	5

Vereinigte Staaten von Amerika 61

Teilnehmerliste

- Abé, Yoshio, Prof. Dr., Hiroshima (Japan), Higher Normal School.
 Abicht, Elisabeth, cand. phil., Liegnitz, Luisenstr. 30.
 Ackermann, Landesökonomierat Dr. ing. h. c., Gut Irlbach b. Straßkirchen,
 b. Straubing (Bayern).
 Adolph, E. F., Dr., Rochester, N.Y., University of Rochester (U.S.A.).
 Adolph, Mrs. M. G., Rochester, N.Y.
 Aliëff, M., Aserbeidschan, Baku (Rußland).
 Andersson, Irma, Dr., Merton, London S.W. 19, The John Innes Horti-
 cultural Institution.
 Ankel, W. E., Dr., Gießen, Zoologisches Institut der Universität.
 Ankel, Frau, Gießen.
 Appel, O., Geh. Reg.-Rat Prof. Dr., Berlin-Dahlem, Biologische Reichsanstalt.
 Armbruster, L., Prof. Dr., Berlin-Dahlem, Institut für Bienenkunde.
 Arnoldi, Ministerialrat Dr., Berlin, Preußisches Ministerium für Landwirt-
 schaft, Domänen und Forsten.
 Arnoldi, Frau, Berlin.
 Artom, Cesare, Prof. Dr., Pavia, Zoologisches Institut der Universität.
 von Asmuth, Hauptmann, Berlin, Reichsministerium des Innern.
 von Asmuth, Frau, Neubabelsberg.
- de Baehr, W., Baron, Prof. Dr., Warschau, Zytologisches Institut der Uni-
 versität.
- *Bajo, D. Federico, Toledo (Spanien).
 Banta, A. M., Dr., Cold Spring Harbor, Long Island, N.Y.
 Bargo, Santiago Gomer, Vigo (Spanien), Urzair 17.
 Barlow, Mrs. N., Bucks (England), Chesham Bois, The Warren.
 Bartsch, Johannes, Dr., Karlsruhe (Baden), Kaiserstr. 241 a.
 Bartsch, Frau, Karlsruhe (Baden).
 Bartsch, Otto, Dr., Berlin-Niederschönhausen, Kaiser-Wilhelm-Str. 66.
 Bateson, Mrs., London S.W. 5, 25 Bolton Gardens.
- *Baudys, Ed., Doz. Dr., Brünn, Cerna Pole 201.
 Bauer, Hans, cand. zool., Hamburg 21, Winterhuder Weg 18.
 Bauer, Heinz, Tierzuchtinspektor, Berlin, Tierzuchtinstitut der Tierärzt-
 lichen Hochschule.
 Bauer, K. H., Prof. Dr., Göttingen, Chirurgische Universitätsklinik.
 Baur, Erwin, Prof. Dr., Berlin-Dahlem, Institut für Vererbungsforschung.
 Baur, Frau, Berlin-Dahlem.
 Baur, Frä. Brigitte, Berlin-Dahlem.
 Becker, Minister Dr., Berlin, Preußisches Ministerium für Wissenschaft,
 Kunst und Volksbildung.
 Becker, Frau, Berlin.

- Bee, Mrs. A. H., Santa Barbara (U.S.A.), 1625 Laguna Street.
von Behr-Pinnow, Kabinettsrat, Dr. jur. Dr. med., Berlin W 15, Sächsische Str. 6.
Behrendt, Theodor, Dr., Berlin-Steglitz, Forststr. 21.
Behrendt, Frau, Berlin-Steglitz.
Bělař, Karl, Privatdoz. Dr., Berlin-Dahlem, Kaiser Wilhelm-Institut für Biologie.
Bělař, Frau, Berlin-Steglitz.
van Bemmelen, J. F., Prof. Dr., Groningen (Holland), Zoolog. Laboratorium.
van Bemmelen, Frau, Groningen (Holland).
Benary, Heinrich, Erfurt, Friedrichstr. 12.
Benecke, W., Prof. Dr., Münster (Westfalen), Botanisches Institut.
Benecke, Frau, Münster (Westfalen).
Bergmann, Sanitätsrat Dr., Berlin W. 35, Potsdamer Str. 45.
Berliner, A., Dr., Berlin W 9, Linkstr. 23—24.
Bernecker, A., Prof. Dr., Eßlingen (Württemberg), Martinstr. 9.
Bernstein, F., Prof. Dr., Göttingen, Lotzestr. 33.
von Bieberstein, Frau, Berlin W, Nollendorfstr. 20.
Biging, Berlin, Chefredakteur der Hamburger Zeitung.
Bing, M., Dr., Berlin-Wilmersdorf, Achenbachstr. 5.
von Biro, Fräulein Gaby, Yako (Ungarn).
Bisbee, Mrs. R. C., Liverpool, The University, Dept. of Zoology.
Björnson, Einar, Gut Aulestad, Follebu (Norwegen).
Blackburn, Miss K. B., Newcastle-on-Tyne, Armstrong College.
Blakeslee, A. F., Prof. Dr., Cold Spring Harbor, Long Island, N.Y.
Blakeslee, Mrs., Cold Spring Harbor, Long Island, N.Y.
Blanco, D. Ramon, Ingeniero Jefe, Lérida (Spanien), Sección Agronomica.
*Blaringhem, L., Prof. Dr., Paris XV, 40 Boulevard du Montparnasse.
Bleier, Hubert, Dr., Wien XVIII, Hochschule für Bodenkultur.
Blotvogel, W., Privatdoz. Dr., Hamburg 20, Ericastr. 1; Anatomie.
Bluhm, Agnes, Dr., Berlin-Dahlem, Kaiser Wilhelm-Institut für Biologie.
Boceta, D. Manuel, Madrid.
*Boerger, Albert, Prof. Dr., Landesanstalt für Pflanzenzucht in Uruguay.
Boeuf, F., Prof. Dr., Ariana (près Tunis), Service Botanique de Tunisie.
du Bois-Reymond, Fräulein F., Müncheberg (Mark), Seestraße.
Bolsunoff, J., Dr., Kiew, Landwirtschaftliches Institut, Bot. Laborat.
Bonnevie, Kristine, Prof. Dr., Oslo, Zoologisches Laboratorium.
Bonnier, Gert, Dr., Stockholm, Stockholms Högskola, Drottninggatan 116.
Bonnier, Frau, Stockholm.
Borchardt, Oberstudienrat Dr., Charlottenburg, Saldernstr. 2.
*Böttner, Johannes, Gärtnereibesitzer, Frankfurt (Oder), Hedwigsberg 6/9.
Brasch, Sanitätsrat Dr., Berlin-Wannsee, Moltkestr. 12.

- Brasch, Frau, Berlin-Wannsee.
 Bratz, Sanitätsrat Dr., Wittenauer Heilstätten.
 Braun, H., Dr., Berlin-Dahlem, Biologische Reichsanstalt f. Land- u. Forstwirtschaft.
 Braun, Frau, Berlin-Steglitz.
 Brecher, Leonore, Dr., Berlin-Charlottenburg, Fredericiastr. 13 III.
 Brieger, F., Dr., Berlin-Dahlem, Kaiser Wilhelm-Institut für Biologie.
 Brinkmann, R., Privatdoz. Dr., Göttingen, Geolog. Institut der Universität.
 Brock, Bruno, stud. phil., Königsberg (Ostpr.), Oberlaak 22c II.
 Bröse, Frl. Gerda, Berlin-Friedenau, Ortrudstr. 8.
 Bruce, A. B., Harpenden, Herfordshire (England).
 Bruck, A., Prof. Dr., Berlin W, Passauer Str. 5.
 Bruck, Frau, Berlin W.
 Büchting, Karl, Direktor, Berlin, Friedrichstr. 100.
 Büchting, Frau, Berlin.
 Bünger, Prof. Dr., Kiel, Versuchs- und Forschungsanstalt für Milchwirtschaft.
- Caridroit, F., Dr., Neuilly sur Seine, 1 rue Théophile Gautier.
 Carst, Margot, Diplomlandw., Berlin-Dahlem, Institut f. Vererbungsforschung.
 Cassado, Carlos, Lérida (Spanien), Estación de Arboricultura y Fruticultura.
 Castrilli, Vincenzo, Prof. Dr., Bari (Italien), Via Giuseppe Bozzi 52.
 Caillery, M., Prof. Dr., Paris 6^e, 105 Boulevard Raspail.
 *Cavara, F., Prof. Dr., Neapel, Botanischer Garten.
 Cayley, Miss D. M., Merton-London S.W. 19, The John Innes Hort. Inst.
 *Cececoni, Costantino, Dr., Rom, Istituto Sperimentale Zootécnico.
 Chaffee, Mrs. G. J., Amherst (Mass.).
 Cherol, Berlin, Chefredakteur der Börsenzeitung.
 Chittenden, F. J., Direktor, Wisley, nr. Ripley, Surey (England).
 Chodat, F., Dr., Genf, Universität.
 Chodat, R., Prof. Dr., Genf, Universität.
 Chomesury, N., mag., Tiflis (Rußland), Staatsuniversität.
 *Chrenikoff, Direktor, Kiew, C.C.Y. Sachartrust.
 Christiansen-Weniger, F., Privatdozent Dr., Berlin-Dahlem, Institut für Vererbungsforschung.
 Clausen, R. E., Prof. Dr., Berkeley (Cal.), University of California.
 Clausen, Mrs., Berkeley (Cal.).
 Cleland, R. E., Dr., Baltimore (Md.), Goucher College.
 Cleland, Mrs., Baltimore (Md.).
 Cohen-Kysper, A., Dr., Hamburg, Esplanade 39.
 *Cole, Leon J., Prof. Dr., Madison (Wis.), Univ. of Wisconsin.
 Collins, Ernest J., Dr., Merton-London S.W. 19, John Innes Hort. Inst.
 Constantinescu, G. K., Prof. Dr., Bukarest, Universität, Zootechnisches Laboratorium.

- *Correns, C., Geh.-Rat Prof. Dr., Berlin-Dahlem, Kaiser Wilhelm-Institut f. Biol.
- Correns, Frau, Berlin-Dahlem.
- Correns, Frl. Eva, Berlin-Dahlem.
- Costa, F. J. Bartrina, Dr., Madrid.
- *Crépin, Ch., Prof. Dr., Dijon (Frankreich), Station d'Amélioration des Plantes de grande Culture.
- Cretschmar, Max, Dr., Frankfurt a. M., Eschersheimer Landstraße.
- Crew, F. A. E., Prof. Dr., Edinburgh, Animal Breeding Research Dept., Univ.
- Crew, Mrs., Helen C., Edinburgh.
- Csörsz, Karoly, Dr., Debrecin (Ungarn), Nervenklinik.
- Curtius, F., Dr., Bonn a. Rh., Drachenfelsstr. 13.
- Czapski, F., Obra bei Golina (Polen), Saatgutwirtschaft, Merino-Stamm-schäfferei.
- Czellitzer, A., Dr. med., Berlin W 9, Potsdamer Str. 5.
- Czellitzer, Frau M., Berlin W 9.
- Czellitzer, Frl., Berlin W 9.
- Dahl, Frl. M., Berlin W 62, Maaßenstr. 37.
- Daiber, Marie, Prof. Dr., Zürich 7, Krähbühlstr. 6.
- Dammann, Ministerialdirektor Dr., Berlin, Reichsministerium des Innern.
- Dammann, Frau, Berlin.
- Dannenberg, Dr., Berlin-Dahlem, Unter den Eichen 84c.
- Dannenberg, Frau, Berlin-Dahlem.
- Darlington, C. D., Merton-London S.W. 19, The John Innes Hort. Inst.
- Dautschat, Berlin, Pressevertreter des Wolffschen Telegraphen-Bureaus.
- Davenport, Chas. B., Prof. Dr., Cold Spring Harbor, Long Island, N.Y.
- Delaunay, L., Dr., Kiew, Schewtschenko Str. 28, Wohnung 37.
- Demerec, M., Dr., Cold Spring Harbor, Long Island, N.Y.
- Demerec, Mrs., Cold Spring Harbor, Long Island, N.Y.
- Dennert, Rudolf, Berlin-Steglitz, Berliner Str. 15.
- Depdolla, Dr., Berlin-Charlottenburg, Neidenburger Allee 3.
- Depdolla, Frau, Berlin-Charlottenburg.
- Depken, Dr., Bremen, Herdentorsteinweg 3/4.
- Depken, Frau, Bremen.
- Diels, Ludwig, Prof. Dr., Berlin-Dahlem, Altensteinstr. 4.
- Diels, Frau, Berlin-Dahlem.
- *Diver, C., Capt., London W. 8, 40 Pembroke Square, Earl's Court Road.
- Dix, Prof. Dr., Kiel, Landwirtschaftliches Institut, Karlstr. 42.
- Doblin, Maria, Berlin-Dahlem, Pflanzenphysiologisches Institut.
- Dohrn, Boguslav, Hökendorf (Pommern).
- Dohrn, Frau, Hökendorf (Pommern).
- Donnevert, Ministerialrat Dr., Berlin, Reichsministerium des Innern.

Donnevert, Frau, Berlin.

von Drigalski, Stadtmedizinalrat Prof. Dr., Charlottenburg 9, Kurlandallee 39.
von Drigalski, Frau, Charlottenburg 9.

Duckart, J., Dr., Marggrabowa (Ostpreußen).

Ducomet, Vital, Prof. Dr., Versailles, 85 rue des chantiers.

Duldner, R., Chefredakteur, Berlin NW 21, Krefelder Str. 17.

Duncker, H., Dr., Bremen, Wernigeroder Str. 22.

Dunn, L. C., Dr., Storrs (Conn.), Agricultural Exper. Station.

Dunn, Mrs., Storrs (Conn.).

Dürigen, B., Prof., Berlin SO 16, Schmidtstr. 8a.

East, E. M., Prof. Dr., Boston (Mass.), Forest Hills, Bussey Institution.

East, Mrs. M. L., Boston (Mass.).

Eckard, Frl., Berlin SW 11, Hallesches Ufer.

Eichleiter, Frl. Doris, Berlin-Lichterfelde, Drakestr. 32 I.

Emme, Frau H., Dr., Leningrad, 4te Linie 31, W. 6.

Enderlein, G., Prof. Dr., Berlin SW 11, Hafenplatz 3.

Enderlein, Frl., Berlin SW 11.

Enriques, Paolo, Prof. Dr., Padua, Zoologisches Institut.

Erith, Miss Adela G., Reading, University.

Ernst, A., Prof. Dr., Zürich, Botanisches Institut.

Eyster, W. H., Dr., Lewisburg (Pa.), Bucknell University.

Eyster, Mrs., Lewisburg (Pa.).

Falkenburger, Fritz, Dr. med., Berlin-Charlottenburg 5, Windscheidstr. 20.

Falkenburger, Frau, Berlin-Charlottenburg 5.

Federley, Harry, Prof. Dr., Helsingfors (Finnland), Västra Chausseen 31 A.

Federley, Frau B., Helsingfors (Finnland).

Feichtinger, Nora, Dr., Wien XIII/2, Gyrowetzgasse 13.

Feistritzer, W., Dr., Klein-Wanzleben (Bez. Magdeburg).

Ferwerda, F. P., Groningen-Haren, Taco Mesdagstraat 15a.

Fetscher, R., Privatdozent Dr., Dresden, Hygienisches Institut der Technischen Hochschule.

Fetscher, Frau, Dresden.

Fiedler, Dr., Berlin, Chefredakteur der Hamburger Nachrichten.

Finkenrath, C., Dr. med., Berlin-Steglitz, Holsteinische Str. 16.

Fischer, Eugen, Prof. Dr., Berlin-Dahlem, Kaiser Wilhelm-Institut für Anthropologie, Ihnestr.

Fischer, Frau, Berlin-Dahlem.

Fließ, Dr., Berlin NW 87, Levetzowstr. 12.

Flügge, L., Rechtsanwalt Dr., Berlin-Charlottenburg 9, Marienburger Allee 53.

Flügge, Frau, Berlin-Charlottenburg 9.

Fournes, Irmgild, Berlin-Dahlem, Institut für Vererbungsforschung.

- Frank, Felix, Exzellenz Dr., Berlin, a. o. Gesandter u. bev. Minister von Österreich.
- Franz, E., Dr., Berlin W 15, Ludwig-Kirchstr. 4.
- Freyer, Dr., Geschäftsführer der D.L.G., Berlin-Wilmersdorf, Westfälische Straße 32.
- Freyer, Frau, Berlin-Wilmersdorf.
- Fricke, Frl. M., Berlin-Dahlem, Kaiser Wilhelm-Institut für Biologie.
- Friebe, Dr., Klein-Behren bei Berlin.
- Friemann, Dr., Berlin-Wilmersdorf, Johannisberger Str. 67/70.
- Friemann, Frau, Berlin-Wilmersdorf.
- Frimmel, Franz, Dr., Eisgrub (Tschechoslowakei), Mendel-Institut.
- *Frölich, G., Prof. Dr., Halle (Saale), Sophienstr. 15.
- Fruwirth, C., Hofrat Prof. Dr., Waldhof-Amstetten (Niederösterreich).
- Fuhrmann, O., Dr., Neuchâtel (Schweiz), Universität.
- Funkquist, Herman, Prof. Dr., Alnarp-Åkarp (Schweden).
- Furuhata, T., Prof., Dr., Kanazawa (Japan), Medical University.
- Gabritschevsky, Eugen, Dr., Paris, Institut Pasteur, 96 rue Felgrière.
- Gaidukow, N., Prof. Dr., Minsk (Rußland), Sowjetskaja 33.
- Gairdner, Alice E., Dr., Merton-London S.W. 19, John Innes Hort. Inst.
- Gallástegui, D. Cruz A., Direktor, Pontevedra (Spanien).
- Garkawy, O., Prof. Dr., Moskau, Malaja Grusinskaja pereulok 13, W. 4
- Gatermann, Oberregierungsrat, Berlin, Preußisches Ministerium für Landwirtschaft, Domänen und Forsten.
- Gatermann, Frau, Berlin.
- Gates, R. R., Prof. Dr., Strand-London W.C. 2, Kings College.
- von Gebhardt, Peter, Berlin W 30, Münchener Str. 48.
- Geinitz, Bruno, Privatdozent Dr., Freiburg i. Br., Zoologisches Institut.
- Geinitz, Frau, Freiburg i. Br.
- Genevois, Louis, Dr., Bordeaux, 196 boulevard Victor-Emmanuel III.
- Genschel, Berlin-Köpenick, Elseneck 16.
- Genschel, Frau, Berlin-Köpenick.
- Gerdes, A., Frl., Berlin SW 19, Niederwallstr. 22.
- Ghigi, Alessandro, Prof. Dr., Bologna, Universität.
- Gieseler, W., Dr., München, Neuhauser Str. 51.
- Gieseler, Frau, München.
- *Giesenhausen, K., Geh. Reg.-Rat Prof. Dr., München 2, Botanisches Institut der Universität.
- Giulini, Regierungsrat Dr., Berlin, Reichsministerium des Innern.
- Giulini, Frau, Berlin.
- Gleisberg, W., Dr., Ketzin (Havel).
- Glum, Dr., Berlin-Dahlem, Ihnestr. 14.
- Glum, Frau, Berlin-Dahlem.

- Goddyn, W. A., Dr., Leiden, Jan van Goyenkade 1a.
 Goldschmidt, R., Prof. Dr., Berlin-Dahlem, Kaiser Wilhelm-Institut für Biologie.
 Goldschmidt, Frau, Berlin-Schlachtensee.
 Goldschmidt, Frl., Berlin-Schlachtensee.
 Goto, Seitō, Prof. Dr., Tokyo, Imperial University, Zoological Institute.
 Govaert, René, Ing. Agr., Brüssel, Régie des Plantations de la Colonie.
 Greenwood, A. W., Dr., Edinburgh, Animal Breeding Research Dept.
 Greenwood, Mrs., Edinburgh.
 Griesbach, Dr., Ludwigshafen, I. G. Farbenindustrie.
 Gros, Frl. V., Berlin W 30, Speyerer Str. 26.
 Grüneberg, Hans, Elberfeld, Aue 98.
 Gumbel, Privatdozent Dr., Heidelberg, Universität.
 Gumpert, Dr., Berlin, Chefredakteur der „Grünen Post“.
 Gun, W. T. J., Esq., Kensington-London W 8, 48 Hornton Court.
 Gun, Mrs., Kensington-London W 8.
- de Haan, H., Dr., Groningen-Helpman (Holland), Lohmanplein 7b.
 Haas, Berlin-Schöneberg, Voßbergstr. 5 II.
 Haase-Bessell, Gertraud, Dr., Dresden-N., Hospitalstr. 3 II.
 Haecker, V., Prof. Dr., Halle (Saale), Zoologisches Institut.
 Hagedoorn, A. L., Dr., Soesterberg (Holland).
 Hagedoorn, Frau, Soesterberg (Holland).
 Haike, Heinrich, Prof. Dr., Berlin W 50, Tauentzienstr. 7b.
 Haike, Frl., Berlin W 50.
 Haim, Emil, Verlagsbuchhändler, Wien I., Maria-Theresien-Str. 10.
 Haldane, J. B. S., Prof. Dr., Merton-London, S.W. 19, John Innes Hort. Inst.
 Haldane, Mrs. C., Merton-London.
 Hallquist, Carl, Priv.-Doz. Dr., Landskrona (Schweden).
 Hamburger, V., Dr., Berlin-Dahlem, Kaiser Wilhelm-Institut für Biologie.
 Hammarlund, Carl, Privatdozent Dr., Landskrona (Schweden).
 Hämmerling, J., Dr., Berlin-Dahlem, Kaiser Wilhelm-Institut für Biologie.
 Hämmerling, Frl., Berlin.
 Hammond, John, Prof. Dr., Cambridge (England), School of Agriculture.
 Hanhart, Ernst, Privatdozent Dr., Zürich, Medizinische Poliklinik.
 Hanhart, Frau, Zürich.
 Haniel, Curt, Dr., München, Pienzenauer Str. 38.
 Haniel, Frau, München.
 Hansen, Geh. Reg.-Rat Prof. Dr. h. c., Berlin-Dahlem, Albrecht-Thaer-Weg 2.
 *Hansen, N. E., Prof., Brookings (S. Dak.), S. Dak. State College of Agric.
 Hanson, Frank B., Prof. Dr., St. Louis (Mo.), Washington University.
 Hanson, Mrs., St. Louis (Mo.).
 Harder, Richard, Prof. Dr., Stuttgart, Botanisches Institut, Seestr. 70.
 Harder, Frau, Stuttgart.

- Häring, Frl., Berlin N 58, Stargarder Str. 9.
Hartmann, Max, Prof. Dr., Berlin-Dahlem, Kaiser Wilhelm-Institut f. Biol.
Hartmann, Frau, Berlin-Dahlem.
Hase, Albrecht, Prof. Dr., Berlin-Dahlem, Biologische Reichsanstalt.
Hase, Frau, Berlin-Dahlem.
Hase, F., Direktor, Halberstadt, Firma Knoche-Wallwitz, Friedrichstr. 4.
Hashimoto, J., Miyazaki (Japan), Landwirtschaftliche Hochschule.
Haupt, Walter, Saatzuchtdirektor, Hasenberg bei Tapiau (Ostprenßen).
Hawes, P. F. B., Capt., Kelvedon (England), Rye Mill, Feering.
Hawes, Mrs., Kelvedon (England).
Heck, L., Dr., Berlin, Zoologischer Garten.
Heckel, M., Oberbergrat, Berlin-Dahlem, Friedbergstr. 24.
Heckel, Frau, Berlin-Dahlem.
van Heel, J. P. Dudok, Dr., Naarden (Holland), Koninklyke Beetwortelzaad-
Cultuur Kubn & Co.
Heilbronn, Alfred, Prof. Dr., Münster i. W., Steinfurter Str. 39 II.
Heilbrunn, L. V., Prof. Dr., Ann Arbor (Mich.), University of Michigan.
Heilbrunn, Mrs., Ann Arbor (Mich.).
*Heine, Ferdinand, Kloostergut Hadmersleben (Kr. Wanzleben), Saatzucht-
wirtschaft.
Heitz, E., Dr., Hamburg 36, Institut für allgemeine Botanik, Jungiusstr. 5.
Helling, Berlin NW 40, In den Zelten 10.
Helling, Frau, Berlin NW 40.
Helmer, Oskar, Dr., Charkow (Rußland), Zentral-Versuchsstation.
Henschen, Wilhelm, cand. rer. nat., Berlin-Halensee, Auguste-Viktoria Str. 6.
Heribert-Nilsson, Nils, Prof. Dr., Landskrona (Schweden).
Herrmann, Frl. Ruth, Berlin-Charlottenburg, Bismarckstr. 68.
Hertwig, Günther, Prof. Dr., Rostock, Anatomisches Institut.
Hertwig, Paula, Prof. Dr., Berlin-Dahlem, Institut für Vererbungsforschung.
von Hertwig, Richard, Geh.-Rat Prof. Dr., München, Schackstr. 2.
von Hertwig, Frau, München.
*van Herwerden, M. A., Dr., Utrecht, Parkstr. 47.
Herzberg, Lily, Dr., Tempelhof, Berliner Str. 56.
Herzfeld, Frau M., Berlin, Königin-Auguste-Straße.
Herzog, H., Prof. Dr., Berlin W, Potsdamer Str. 25.
Hesse, Oberregierungsrat Dr., Berlin, Reichsgesundheitsamt.
Hesse, Frau, Berlin.
Hesse, R., Prof. Dr., Berlin N, Zoologisches Institut der Universität.
Hesse, Frau, Berlin.
Heymons, Frau Prof., Berlin-Nikolassee, Lückhoffstr. 18.
Hildebrandt, Wittenauer Heilstätten.
Hildén, Kaarlo, Prof. Dr., Helsingfors (Finnland), Västra Chausseen 33 A.

- Hillmann, Paul, Prof. Dr., Schwerin (Mcklbg.), Obotritenring 59.
- Hiorth, G., Dr., Aas (Norwegen), Botanisk Laboratorium Norges Landbruks-höiskole.
- Hirsch, Max, Dr., Berlin W 30, Motzstr. 34.
- Hirschfeld, Magnus, Sanitätsrat Dr., Berlin NW 40, In den Zelten 10.
- Hirschfeld, Frau, Berlin NW 40.
- Hoffmann, Prof. Dr., Berlin, Hauptgesundheitsamt, Fischerstraße.
- Hoffmann, Frau, Berlin.
- Holmberg, Dir. Dr., Buenos Aires, Jardin Zoológico.
- Homedes, Juan, Dr., Barcelona (Spanien).
- Honing, J. A., Prof. Dr., Wageningen, Labor. voor Erfelijkheidsleer.
- Horn, Eberhard, Dr., Berlin-Dahlem, Institut für Vererbungsforschung.
- Horn, Frau, Berlin-Wilmersdorf.
- *Höstermann, Gustav, Prof. Dr., Berlin-Dahlem, Pflanzenphysiologische Versuchsanstalt.
- *Hrůza, A., Prof. Dr., Brünn, Kral. Pole.
- Huber, J. A., Dr., Weißenstephan, Post Freising, Institut für Pflanzenbau und Pflanzenzüchtung.
- *Hurst, C. C., Dr., Cambridge (England), Trinity College.
- Husfeld, Bernhard, Dipl.-Landwirt, Saatzuchtinspektor, Berlin-Friedenau, Lauterstr. 16.
- Huskins, C. L., Dr., Merton-London, S.W. 19, John Innes Hort. Institution.
- Huskins, Mrs. M., Merton-London, S.W. 19.
- Hutchison, C. B., Prof. Dr., Paris, 20 rue de la Baume, International Education Board.
- Huxley, J. S., Prof. Dr., Strand-London W.C. 2, King's College, Zool. Dept.
- Huxley, Mrs., Strand-London W.C. 2.
- Hyde, Ida, Dr., Lajolla (Cal.).
- Ilse, Dora, Berlin W 30, Aschaffenburg Str. 10/11.
- Illtis, Hugo, Prof. Dr., Brünn, Liliengasse 13.
- Inouye, Chago, Dr., Miyazaki (Japan), Landwirtschaftliche Hochschule.
- Ivanoff, Michael, Prof. Dr., Moskau, Landwirtschaftliche Akademie, Petrowskoje-Rasumowskoje.
- Iwanow, Sergius, Prof. Dr., Moskau, Krapotkinstr. 15.
- Jakubski, Anton, Prof. Dr., Posen (Polen), Universität.
- Jakuschkin, I., Prof. Dr., Woronesch (Rußland), Landwirtschaftliches Institut.
- Jegaroff, Konstantin, Prof. Dr., Baku (Rußland), Krasnaja 5.
- Jenkin, Thomas James, Aberystwyth (Wales), Agricultural Buildings, Alexandra Road.
- Jenkin, Mrs., Aberystwyth (Wales).
- Joel, Berlin, Chefredakteur der Vossischen Zeitung, Karlstr. 26.
- Johansson, Ivar, Dr., Uppsala, Landwirtschaftliches Institut.

- Johow, F., Prof. Dr., Santiago de Chile, Catedrale 3049.
Jollos, V., Prof. Dr., Cairo, Egyptian University, Faculty of Sciences.
Jollos, Frau Ilse, Cairo.
Josias, Frau, Berlin O 27, Wallnertheaterstr. 27.
Joustra, A. H., Dipl.-Ing., Berlin-Wilmersdorf, Hildegardstr. 25a.
Jung, Frl. Lotte, Berlin-Wilmersdorf, Kaiserallee 200.
Just, Günther, Privatdozent Dr., Greifswald, Zoologisches Institut.
Just, Frau, Greifswald.
- Kaempffer, Frau, Berlin, Joachim-Friedrich-Str. 16.
Kaempffert, Waldemar, Berlin, Chefredakteur der „New York Times“.
Kaiser, Anneliese, Berlin-Dahlem, K.W.I. für Biologie.
von Kalben, W., Vienau b. Brunau (Altmark).
von Kameke, K., Rittergutsbes., Streckenthin, Post Thunow (Pommern).
Kappert, Hans, Dr., Quedlinburg, Saatzuchtwirtschaft Dippe.
Karpetschenko, G., Dr., Leningrad, Herzenstr. 44.
Kaufmann, Georg, Dr. med., Dresden-Strehlen, Cäcilienstr. 7.
Kawaguchi, E., Fukuoka (Japan), Kaiserl. Universität, Biolog. Abtlg.
Keeler, Clyde E., Dr., Boston (Mass.), Forest Hills, Bussey Inst.
*Keiser, Fr., Ökonomierat, Berlin SW 11, Hafenplatz 4, Preußische Hauptlandwirtschaftskammer.
von Keudell, Reichsminister Dr., Berlin, Reichsministerium des Innern.
von Keudell, Frau Hanna, Berlin.
Keyl, Dr., Berlin-Charlottenburg, Uhlandstr. 44.
Keyl, Frau, Berlin-Charlottenburg.
Kirssanoff, A. T., Prof. Dr., Leningrad, Herzenstr. 42.
Kirssanoff, Fräulein, Leningrad.
Kishi, T., Dr., Kanazawa (Japan), Medizinische Universität Kanazawa.
Klatt, Berthold, Prof. Dr., Hamburg, Zoologisches Museum, Steintorwall.
Klatt, Frau, Hamburg.
Klein, Prof. Dr., Bonn-Poppelsdorf, Landwirtschaftliche Hochschule.
Klemm, M., Dr., Potsdam, Luckenwalder Str. 11.
Klemm, Frau, Potsdam.
Klodnitzki, Iwan Iwanowitsch, Prof. Dr., Kiew, Zootechnisches Institut.
Knauer, Ökonomierat, Major a. D., Gelchsheim (Unterfranken).
Knauer, Frau, Gelchsheim (Unterfranken).
Kniép, Hans, Prof. Dr., Berlin-Dahlem, Pflanzenphysiologisches Institut.
Kniép, Frau G., Berlin-Dahlem.
Kobel, F., Dr., Wädenswil b. Zürich, Versuchsanstalt.
Koch, Hans, Dr., Wilhelmshorst b. Michendorf (Mark).
Koènar, Karel, Dr., Brünn, Mährische Landwirtschaftliche Versuchsanstalt.
Koehler, E., Dr., Berlin-Dahlem, Biologische Reichsanstalt.
Koehler, Frau, Berlin-Dahlem.

- Koehler, O., Prof. Dr., Königsberg (Ostpreußen), Zoologisches Museum.
 Koehler, Ministerialrat Dr., Berlin, Reichsminist. f. Ernähr. u. Landwirtsch.
 Koernicke, Max, Prof. Dr., Bonn-Poppelsdorf, Botanisches Institut der Landwirtschaftlichen Hochschule.
 Kofoed, C. A., Prof. Dr., Berkeley (Cal.), Univ. of California, Dept. of Zool.
 Kofoed, Mrs., Berkeley (Cal.).
 Koltzoff, N., Prof. Dr., Moskau, Sivzev Vrogen 4 I.
 Koltzoff, Frau, Moskau.
 König, Dr., Forchheim b. Karlsruhe, Reichstabakforschungsinstitut.
 König, Frau, Forchheim b. Karlsruhe.
 Konopacki-Konopath, Geheimrat, Neu-Tempelhof, Wiesenstr. 28.
 Konopacki-Konopath, Frau, Prinzessin zur Lippe, Neu-Tempelhof.
 Konstantinow, Prof. Dr., Krasny Kut, Landwirtschaftliche Versuchsstation.
 Kordes, R., Dr., Neustadt a. H., Wein- u. Obstbau-Inst.
 Kordes, Frau, Neustadt a. H.
 Koßwig, Curt, Dr., Münster i. W., Zoologisches Institut.
 Koßwig, Frl., Berlin-Wilmersdorf, Wiesbadener Str. 45.
 Kraemer, H., Prof. Dr., Gießen, Tierzuchtinstitut.
 Krallinger, H. F., Dr., Berlin-Dahlem, Wichernstr. 20.
 Krauß, Frederick G., Prof. Dr., Honolulu (Hawaian Islands), Univ. of Hawaii.
 Krauß, Mrs., Honolulu (Hawaian Islands).
 Krauß, Miss Beatrice Hilmer, Honolulu (Hawaian Islands).
 Krauß, Hans, Dr., Lichtenfels a. Rh.
 Krauß, Frau M., Lichtenfels a. Rh.
 Krebs, Berlin NW. 7, Friedrichstr. 100, „Ragis“.
 Krebs, Frau, Berlin.
 Kretschmer, G., stud. phil., Eichwalde, Karlstr. 2.
 Kretschmer, Frl. Herta, Eichwalde.
 Krische, Paul, Dr., Berlin-Lichterfelde, Berliner Str. 151.
 Krische, Frau, Berlin-Lichterfelde.
 Krjukow, Theodor, Dr., Leningrad-Detskoje Selo, Herzenstr. 42.
 Krohne, Ministerialdirektor Dr., Berlin, Preußisches Ministerium für Volkswohlfahrt.
 Krohne, Frau, Berlin.
 *Kronacher, C., Prof. Dr., Hannover, Institut für Tierzucht u. Vererbungsforschung der Tierärztlichen Hochschule.
 Kröning, Friedrich, Dr., Göttingen, Zoologisches Institut der Universität.
 Krückmann, Prof. Dr., Berlin NW 23, Altonaer Str. 35.
 Krückmann, Frau, Berlin.
 Krüger, Frau Margarete, Berlin-Lichterfelde-Ost, Hobrechtstr. 10.
 Krümmel, Dr., Wünsdorf b. Berlin.
 Krümmel, Frau, Wünsdorf b. Berlin.

- Kuckuck, Hermann, stud., Berlin-Charlottenburg, Lohmeyerstr. 23.
Kuhn, Otto, Dr., Göttingen, Zoologisches Institut.
Kuhn, Frau, Göttingen.
Kuhn, Eckhard, cand. rer. nat., Hamburg 13, Bundesstr. 15.
*Kuhn, Philalethes, Prof. Dr. med., Gießen, Hygienisches Institut.
Kühne, K., Dr., Berlin W. 30, Aschaffenburg Str. 14.
Kühne, Frau, Berlin.
Kundt, Arthur, Dr., Berlin NW 21, Bochumer Str. 23.
Kunze, Dr., Berlin-Lichterfelde, Zehlendorfer Str. 52.
Kunze, Frau, Berlin-Lichterfelde.
Kuttner, Olga, Dr., Berlin-Charlottenburg, Schlüterstr. 56.

Lammers, Staatssekretär, Berlin, Kultusministerium.
Lammers, Frau, Berlin.
Landau, E., Prof. Dr., Kowno (Litauen), Universität.
Landau, Frau, Kowno (Litauen).
Landau, Frä. Ellen, Kowno (Litauen).
Landau, Frä. Myrrah, Kowno (Litauen).
Landecker, Adolf, Berlin O 27, Wallnertheaterstr. 26.
Landecker, Frau, Berlin.
Lathouwers, V., Prof. Dr., Gembloux (Belgien), Institut Agronomique.
Laube, Walther, Dr., Petkus (Mark).
Lauer, Alfred, Dr., Hamburg, Anatomie des Hafenkrankenhauses.
Lauer, Frau, Hamburg.
Lauprecht, Edwin, Dr., Göttingen, Nikolausberger Weg 70.
Lebedeff, A. F., Prof. Dr., Rostow am Don (Rußland), Universität, Pflanzen-
zuchtstation.
Lebedeff, Frau, Rostow a. Don.
Lebedeff, Nikolai, Rostow a. Don.
Lécaillon, A., Prof. Dr., Toulouse, Université, Faculté des Sciences.
Lécaillon, Mme., Toulouse.
Leeke, P., Studienrat Dr., Berlin NW 87, Wikinger Ufer 7.
Leeke, Frau, Berlin.
Leere, Frä., Wilhelmshorst b. Michendorf (Mark).
Lehmann, Ernst, Prof. Dr., Tübingen, Botanisches Institut.
Lehmann, Frau, Tübingen.
Leliveld, I. A., Dr., Amsterdam, Gerard Terborgstraat 57.
*Lembke, H., Dr. h. c., Malchow b. Kirchdorf, Mecklbg.-Schwerin.
Lenz, Anita, Studienrätin, Rom, Internationales Landwirtschaftl. Institut.
Lenz, F., Prof. Dr., Herrsching b. München.
von Leupoldt, Dr., Neuruppin, Landesirrenanstalt.
von Leupoldt, Frau, Neuruppin.
Lewin, K., Dr., Berlin SO 33, Treptower Chaussee 4a.

- Lewin, Frau, Berlin.
 Lewitsky, G., Prof. Dr., Leningrad, Herzenstr. 44.
 Liddbetter, E. J., Dr., London E. 5, 154 Lower Clapton Road.
 Liddbetter, Mrs., London.
 Liese, Dr., Eberswalde, Forstliche Hochschule.
 Liese, Frau, Eberswalde.
 Likhonoss, Th., Dr., Leningrad, Institut für angewandte Botanik.
 Lilienfeld, Flora, Dr., Berlin-Dahlem, Kaiser Wilhelm-Institut für Biologie.
 Lindner, G., Dr., Klein-Wanzleben b. Magdeburg.
 Lindner, Frau, Klein-Wanzleben b. Magdeburg.
 Lindstrom, E. W., Prof. Dr., Ames (Ia.), State College.
 Ljungdahl, Hildur, Dr., Landskrona (Schweden), Seminarier.
 von Lochow, Rittergutsbesitzer, Petkus (Krs. Luckenwalde) Mark.
 Loeffler, L., Dr. med., Tübingen, Wilhelmstr. 26.
 Lokow, Prof. Dr., Baku, Nieschnaja (Rußland), Tschemberenskaja 53.
 von Lölhöf, Erich, Dr., Berlin-Charlottenburg, Friedrich-Karl-Platz 2.
 von Lölhöf, Frau, Berlin-Charlottenburg.
 Lopriore, G., Prof. Dr., Portici-Neapel, Landwirtschaftliche Hochschule.
 Lorenz, Paul, Berlin-Charlottenburg, Bleibtrest. 45.
 *Lubimenko, W., Prof. Dr., Leningrad, Botanischer Garten.
 Luisier, A., Direktor, Châteauneuf b. Sion (Valais, Schweiz), Landwirtschaftliche Schule.
 Luntz, Albert, Dr., Berlin-Dahlem, Kaiser Wilhelm-Institut für Biologie.
 Lynch, Clara J., Dr., New York City, Rockefeller Inst.
 MacDowell, E. C., Dr., Cold Spring Harbor, Long Island, N.Y.
 MacDowell, Mrs., Cold Spring Harbor, N.Y.
 Mackawa, Tokujiro, Prof. Dr., Sapporo (Japan), Kaiserl. Universität.
 Macoun, W. T., Dr., Ottawa (Canada), Central Experimental Farm.
 Macoun, Miss Norah, Ottawa (Canada).
 Magnus, W., Prof. Dr., Berlin W, Am Karlsbad 4a.
 Magnus, Frau, Berlin.
 *Maire, R., Prof. Dr., Algier, Universität, Wissenschaftl. Fakultät.
 *Malinowski, E., Prof. Dr., Skierniewice (Polen), Institut für Vererbungsforschung.
 Mamlock, G., Dr., Berlin SW 19, Chefredakteur des Berliner Tageblatts.
 Mangold, O., Privatdozent Dr., Berlin-Dahlem, Kaiser Wilhelm-Institut für Biologie.
 Marco, Ricardo Gonzalez, Lérida (Spanien).
 *Martinozzi, Nestore Carosi, Dr., Rom, Istituto Sperimentale Zootechnico.
 Masui, K., Dr., Tokyo, Kaiserliche Universität.
 Mathis, Paul, Dr., Klein-Schwein b. Gramschütz (Kr. Glogau).
 *Maymone, Bartolomeo, Prof. Dr., Rom, Istituto Sperimentale Zootechnico.

- *Meister, G., Prof. Dr., Saratow (Rußland), Versuchsstation.
 Melchers, L. E., Prof. Dr., Manhattan (Kan.), Agricultural College.
 Melchior, Dr., Berlin-Dahlem, Botanisches Museum.
 Melchior, Frau Ilse Erna, Berlin-Dahlem.
 Méneret, Dr., Clermont-Ferrand (Frankreich), Station Recherches Agron.
 Mendel, Joseph, Schriftsteller und Redakteur, Berlin-Wilmersdorf, Berliner Straße 15.
 Merkel, F., Dr., Berlin SW 11, Dessauer Str. 14, D.L.G.
 Mets, Jaan, Redakteur der Zeitschrift „Agronomiä“, Jõgeva (Estland).
 Meunissier, Auguste, Selectionneur, Verrières-le-Buisson (Seine & Oise), Etablissements Vilmorin-Andrieux & Co.
 Meurman, Dr. Olavi, Messukylä (Finnland), Versuchsanstalt.
 Meurman, Frau, Messukylä (Finnland).
 Meyer, Eduard, Domänenrat Dr. h. c., Rittergut Schwöbber, Grupenhagen (Hannover).
 Meyer, Frau, Rittergut Schwöbber, Grupenhagen (Hannover).
 Michelson, Frl. Else, Irkutsk (Rußland), Milnikowskaja 45, L. 2.
 Michelson, Karlsbad (Tschechoslowakei), Villa Bayer.
 *Miège, Prof. Dr., Rabat (Marokko), Avenue de Témara.
 Miede, Hugo, Prof. Dr., Berlin N 4, Botanisches Institut der Landwirtschaftlichen Hochschule, Invalidenstr. 42.
 Miner, Clara B., Santa Barbara (U.S.A.).
 Mino, Prospero, Prof. Dr., Turin (Italien), Reichsuniversität.
 Mirbt, C. A., Dr., Berlin-Dahlem, Institut für Vererbungsforschung.
 Miyake, Saburo, Tokyo, Kogimachi, Ministerium für Landwirtschaft.
 Mjöen, John Alfred, Dr., Oslo (Norwegen), Winderen Laboratorium.
 Mjöen, Frau, Oslo (Norwegen).
 Mjöen, Frl. Towe, Oslo (Norwegen).
 Mohr, O. L., Prof. Dr., Oslo (Norwegen), Anatomisches Institut d. Universität.
 Mohr, Frau, Oslo (Norwegen).
 Moll, Albert, Geh. Sanitätsrat Dr., Berlin W 15, Kurfürstendamm 45.
 Mollison, Th., Prof. Dr., München, Anthropologisches Institut der Universität.
 Mollison, Frau, München.
 de Moor, S., Dr., Pretoria (Südafrika).
 de Moor, Frau, Pretoria (Südafrika).
 Morawski, Julian, Direktor Dr., Kobierzyn b. Krakau (Polen), Irrenanstalt.
 Morsbach, Oberregierungsrat Dr., Berlin C 2, Kaiser Wilhelm-Gesellschaft.
 Moser, Dr., Grube Erika, Krs. Hoyerswerder (Lausitz).
 Moskowski, Dr., Berlin, Chefredakteur der Vossischen Zeitung.
 Muckermann, Hermann, Prof. Dr., Berlin-Dahlem, Kaiser Wilhelm-Institut für Anthropologie, Ihnestr. 22/24.
 Mühlmann, M., Prof. Dr., Baku (Rußland), Asisbekowskaja 12.

- Mulert, Konsul, Berlin, Reichsministerium des Äußern.
 Mulert, Frau G., Berlin.
 Muller, H. J., Prof. Dr., Austin (Texas), University of Texas.
 Müller, K. O., Privatdozent Dr., Berlin-Dahlem, Biologische Reichsanstalt für Land- und Forstwirtschaft.
 Müller, Frau Hildegard, Berlin-Dahlem.
 Müller, Lene, Dr., Mannheim, L. 15. 9. II.
 Munerati, O., Prof. Dr., Rovigo (Italien), R. Stazione sperimentale di Bieticoltura.
 Munteanu, A., Prof. Dr., Bukarest, Scoala superioara de agricultura Herastrau.
 Munteanu, Frau, Bukarest.
 Muth, Fr., Prof. Dr., Geisenheim (Hessen-Nassau), Lehr- und Versuchsanstalt für Wein- und Obstbau.
- Nachtsheim, Hans, Prof. Dr., Berlin-Dahlem, Institut f. Vererbungsforsch.
 Nachtsheim, Frau Dorothea, Berlin-Dahlem.
 Nagasakev, Frl. Setsayo, Miyazaki (Japan), Landwirtschaftliche Hochschule.
 Naveau, G. R. L., Prof. Dr., Antwerpen, 272 Beeldekenstraat.
 Nawaschin, M. S., Dr., Moskau, Pjiatnitzkaja 48.
 Nawaschin, Frau, Moskau.
 Nawaschin, S., Prof. Dr., Moskau, Pjiatnitzkaja 48.
 Nawaschin, Frau, Moskau.
 Neufeld, F., Prof. Dr., Berlin-Wilmersdorf, Nassauische Str. 53.
 Niedoba, Theodor, Dr., Wien III, Strohgasse 5/5.
 Niedoba, Frau, Wien.
 Niessen, Regierungsrat Dr., Berlin, Pr. Ministerium f. Wissensch., Kunst u. Volksbildg.
 Nießner, Dr., Troppau (Tschechoslowakei).
 *Niklas, W., Ministerialdirektor Dr., München, Staatsmin. für Landwirtsch.
 Nilsson-Ehle, H., Prof. Dr., Svalöf (Schweden).
 Nilsson-Ehle, Frau, Svalöf (Schweden).
 Nilsson-Ehle, Frl., Svalöf (Schweden).
 Nippert, Olga, Studienrätin, Liegnitz, Scheibestr. 26.
 Noack, Konr. L., Prof. Dr., Eberswalde, Botanisches Institut.
 Noack, Frau, Eberswalde.
 Noack, Kurt, Prof. Dr., Erlangen, Botanisches Institut.
 Noack, Frau E., Erlangen.
 Noack, Frl. I., Erlangen.
 Noorduyn, C. L. W., Dr., Lochem (Holland).
- Oegg, Oberregierungsrat Dr., Berlin, Reichsjustizministerium.
 Oehlkers, Friedrich, Prof. Dr., Tübingen, Botanisches Institut.
 Oehlkers, Frau, Tübingen.

- Oettinger, Bruno, Prof. Dr., New York, Indian Museum.
Opitz, Curt, Prof. Dr., Berlin-Dahlem, Institut für Acker- und Pflanzenbau.
Opitz, Frau, Berlin-Dahlem.
Oppenheim, J. D., Jerusalem, Institut für Palästinakunde, P.O.B. 340.
Ossent, Hans Peter, Diplomlandwirt, Domäne Brachwitz b. Halle.
Ossent, Frä. A., Gelchsheim (Unterfranken).
Ostermann, Obermedizinalrat Dr., Berlin, Preußisches Ministerium für
Volkswohlfahrt.
Ostermann, Frau, Berlin.
- Pariser, Käthe, Dr. phil., Berlin W 62, Kurfürstenstr. 59.
von Patow, Frhr. C., Dr., Hannover, Institut für Tierzucht.
Patzig, Dr., Berlin-Grunewald, Kunz-Buntschuh-Str. 5.
Patzig, Frau, Berlin-Grunewald.
- *Pearl, Prof. Dr., Baltimore (Md.), John Hopkins Univ., Inst. for Biol.
Research.
- Pease, Michael, Dr., Cambridge (England), School of Agriculture.
Pease, Mrs., Cambridge (England).
Pellengahr, Ministerialdirektor, Berlin, Reichsministerium des Innern.
Pellengahr, Frau, Berlin.
- Pellew, Caroline, Dr., Merton-London S.W. 19, John Innes Hort. Inst.
Percival, John, Prof. Dr., Reading (England), University.
Peterfi, T., Prof. Dr., Berlin-Dahlem, Kaiser Wilhelm-Institut für Biologie.
Peterfi, Frau, Berlin-Dahlem.
- Peters, Friedrich, Medizinalrat Dr., Löwenberg (Schlesien).
Peters, Nic., Dr., Hamburg, Zoologisches Museum, Steintorwall.
Peters, Frau, Hamburg.
- Pézar, A., Prof. Dr., Paris 16^e, 77 bis rue Michel Ange.
- Pflug-Baltersbach, Rittergutsbesitzer, Berglase auf Rügen.
Pflug-Baltersbach, Frau, Berglase auf Rügen.
- Pfuhl, Joachim Friedrich, Diplom-Landwirt, Berlin-Dahlem, Biologische
Reichsanstalt f. Land- u. Forstwirtschaft.
- Philipschenko, J., Prof. Dr., Leningrad, Laboratorium für Genetik u. Exper.
Zoologie der Universität.
- Pinner, Ludwig, Dr., Tel-Aviv (Palästina), Agri. Exper. Station, Dept. of
Plant Breeding.
- Pissarev, V., Prof. Dr., Leningrad, Herzenstr. 44.
- *Platschek, E., Saratow, Versuchsstation.
- Plaut, Menko, Dr., Hamersleben bei Oschersleben.
Plaut, Alice, dipl. agr., Hamersleben bei Oschersleben.
Ploetz, Alfred, Dr., Herrsching bei München, Gut Rezensried.
Ploetz, Frau, Herrsching bei München, Gut Rezensried.
Ploetz, Ulrich, Herrsching bei München, Gut Rezensried.

- Ploetz, Fräulein, Herrsching bei München, Gut Rezensried.
 Plough, H. H., Prof. Dr., Amherst (Mass.) Amherst College, Dept. of Biology.
 Plough, Mrs., Amherst (Mass.).
 Podhradsky, Jan, Dr. ing., Brünn, Zootechnisches Forschungsinstitut.
 Podpěra, Jos., Prof. Dr., Brünn, Kounicova 63.
 Poenicke, Direktor, Berlin-Karlshorst, Riastr. 12.
 Poenicke, Frau, Berlin-Karlshorst.
 Poenicke, Fräulein, Berlin-Karlshorst.
 Pokrassoff, A., Berlin-Wilmersdorf, Nassauische Str. 21.
 Pokrassoff, Frau, Berlin-Wilmersdorf.
 Poll, H., Prof. Dr., Hamburg 20, Anatomisches Institut, Ericastr. 1.
 Poll, Frau, Hamburg.
 Poluszinsky, G., Dr., Lemberg (Polen), Kochanowsky Gasse 8.
 Popescu, Stefan, Assistent, Bukarest, Botanisches Institut.
 Popoff, M., Prof. Dr., Berlin W 62, Bulgarische Gesandtschaft.
 Popoff, Frau, Berlin.
 Porthheim, L., Prof. Dr., Wien, Biologische Versuchsanstalt.
 Porthheim, Frau, Wien.
 *Pospelow, Wladimir, Prof. Dr., Leningrad, Herzenstr. 44.
 Power, H. Darcy, Prof. Dr., Freiburg i. Br., Goethestr. 36.
 Prawochenski, Roman, Prof. Dr., Krakau (Polen), Jagellonische Universität.
 Przibram, Hans, Prof. Dr., Wien 13, Hitzinger Hauptstr. 122.
 Przibram, Frau, Wien.
 Przyborowski, Joseph, Dr., Krakau (Polen), Zobrowska 24.
 Punnett, R. C., Prof. Dr., Cambridge (England), Wittingehame Lodge.
 Punnett, Mrs., Cambridge (England).
 Quandt, Gerhard, Fabrikbesitzer, Wittstock (Dosse).
 Quandt, Frau, Wittstock (Dosse).
 Rabbethge, Oskar, Dr., Klein-Wanzleben (Bez. Magdeburg), Zuckerfabrik.
 Ramiah, K., Coimbatore (S. India), Agricultural Research Institute.
 Ramm, Staatssekretär Dr., Pr. Minist. f. Landwirtsch., Domän. u. Forst.
 Randolph, L. T., Dr., Ithaca (N.Y.), College of Agric., Dept. of Botany.
 Rasmusson, J., Dr., Svalöf (Schweden).
 von Rauch, Konrad, Berlin-Wilmersdorf, Landauer Str. 5 III.
 Raum, H., Prof. Dr., Weißenstephan (Bayern), Institut für Pflanzenzüchtung.
 Reche, O., Prof. Dr., Leipzig, Ethnolog.-Anthropolog. Institut der Universität.
 Reich, Sanitätsrat Dr., Wittenau, Heilstätten.
 Reich, Frau, Wittenau.
 Reicher, M., Prof. Dr., Wilna (Polen), Anatomisches Institut der Universität.
 Reicher, Frau, Wilna (Polen).
 Reinau, Erich, Dr. phil., Berlin-Lichterfelde, Heinersdorfer Str. 26.
 Remane, Privatdozent Dr., Kiel, Zoologisches Institut, Hegewischstr. 3.

- Remane, Frau, Kiel.
Renard, K. G., Prof. Dr., Gory-Gorki (Weißrußland). Landwirtschaftliche Akademie, Abteilung für Genetik.
Renner, O., Prof. Dr., Jena, Botanisches Institut.
Rettig, Berta, Berlin-Dahlem, Institut für Vererbungsforschung
Rey, P., Inspecteur Général, Paris 7^e, Ministère de l'Agriculture.
Richter, Ministerialdirektor Prof. Dr., Berlin, Kultusministerium.
Richter, Frau, Berlin.
Riebesel, Saatzuchtinspektor, Salzmünde bei Halle (Saale).
Riede, W., Privatdozent Dr., Bonn, Landwirtschaftliche Hochschule.
Riede, Frl., Bonn.
Rimsky-Korsakow, Leningrad, Zoologisches Laboratorium d. Forstinstituts.
Rittershaus, Clementine, Dr., Berlin-Lichterfelde, Roonstr. 8.
Rodenwaldt, Prof. Dr., Veltevreden (Niederländisch Indien).
Rohde, Oberregierungs- und Landesökonomierat, Berlin. Pr. Ministerium für Landwirtschaft, Domänen und Forsten.
Rohde, Frau, Berlin.
Roemer, Dr., Berlin. Chefred. des Nachrichtendienstes der Telegraphen-Union.
Roemer, Th., Prof. Dr., Halle (Saale), Institut für Pflanzenbau und Pflanzenzüchtung.
Rommel, Rich., stud. met.vet., Berlin SW 11, Königgrätzer Str. 66.
Roethig, Frl. stud. phil., Hamburg, Museum für Völkerkunde.
Rosenberg, O., Prof. Dr., Stockholm, Tegnérkunden 4.
Rosenberg, Frau, Stockholm.
Rosenwald, Kurt, Dr., Nürnberg, Marienstorgraben 13.
von Rottenburg, Ministerialrat Dr., Berlin, Kultusministerium.
von Rottenburg, Frau, Berlin.
Rozanowa, Frau M., Leningrad, Botanisches Institut der Universität.
Ruben, Frau, Berlin-Dahlem, Lyckallee 6
Rücker-Embsen, Berlin, Marienburger Allee 29.
Rüger, Käte, cand. rer. nat., Göttingen, Botanisches Institut.
Rümke, C. L., Drs., Wageningen (Holland).
Ruppin, A., Dr., Jerusalem, Zionist Commission to Palestine.
Ruppin, Frau, Jerusalem.
Rüschdi-Bey, Omer, z. Zt. Brigittenhof bei Müncheberg (Mark).
Ruths, H., Generaldirektor Dr., Diedersdorf (Kr. Teltow).
Ruths, Frau Else, Diedersdorf.
Ruys, J. D., Dr., Dedemsvaart (Holland), Königl. Handelsgärtnerei Moerheim.
Ruys, Frau, Dedemsvaart (Holland).
*Růžicka, Vladimír, Prof. Dr., Prag II, Katerinska 32.
Rybin, W., Dr., Leningrad, Institut für angewandte Botanik, Herzenstraße.

- Salaman, R. N., Dr., Barley, nr. Royston, Herts (England).
 Salaman, Mrs., Barley, nr. Royston, Herts (England).
 Salz, Hans, Berlin-Wilmersdorf, Kaiserallee 188.
 Sapëhin, A., Prof. Dr., Odessa, Botanisches Kabinett der Universität.
 Sapëhin, Frau, Odessa.
 Sartorius, Otto, Prof. Dr., Mußbach (Rheinpfalz).
 Sassanoff, Victor, Dr., Poltawa (Rußland), Versuchsstation.
 Sato, S., Tokyo, Komaba, Universität.
 Sauerbrei, Fr., Dr., Berlin-Mahlsdorf, Kohlisstr. 77.
 Sauerbrei, Frau, Berlin-Mahlsdorf.
 Saulescu, Nicolae, Prof. Dr., Cluj (Rumänien), Academia agricola.
 Savelli, Dr. R., Rovigo (Italien), R. Stazione di Bieticoltura.
 Sax, Karl, Dr., Orono (Me.), Agricultural Experiment Station.
 Sax, Mrs., Orono (Me.).
 Schafer, Hilda, London S.W. 19, The John Innes Hort. Institution.
 Scharf, Dr., Berlin W 35, Potsdamer Str. 103a.
 Scharf, Frau, Berlin.
 Scheibe, Arnold, Dr., Berlin-Dahlem, Biologische Reichsanstalt für Land-
 und Forstwirtschaft.
 Scheibe, Karl August, Rittergutsbesitzer, Rittergut Züssow (Vorpommern).
 Scheller, Gertrud, Berlin-Dahlem, Institut für Vererbungsforschung.
 Scherler, Dr., Berlin-Neukölln, Bergstr. 39.
 Scherler, Frau Gertrud, Berlin-Neukölln.
 Scherz, W., Dr., Berlin-Grunewald, Teplitzer Str. 5.
 Schewiakoff, W., Prof. Dr., Irkutsk (Sibirien), Bolschaja 3.
 Schick, R., stud. agr., Berlin-Friedenau, Hauptstr. 83.
 Schiemann, Elisabeth, Privatdozentin Dr., Berlin-Dahlem, Institut für Ver-
 erbungsforschung.
 Schirokich, Iwan, Prof. Dr., Charkow (Rußland), Landwirtschaftliches
 Institut.
 Schleip, Waldemar, Prof. Dr., Würzburg, Zoologisches Institut der Univers.
 von Schlippe, Peter, Verrières-le-Buisson (Seine et Oise).
 Schlumberger, Dr., Berlin-Wilmersdorf, Laubacher Str. 41.
 Schlumberger, Frau, Berlin-Wilmersdorf.
 Schmalfuß, H., Privatdozent Dr., Hamburg, Chemisches Staatsinstitut.
 Schmidt, Adele, Studienrätin, Liegnitz, Doktorgang 22.
 *Schmidt, Ernst, Prof. Dr., Tübingen, Botanisches Institut.
 Schmidt, E. W., Klein Wanzleben (Bez. Magdeburg).
 Schmidt, Geo A., Geh. Reg.-Rat, Berlin-Lankwitz, Frobenstr. 35.
 Schmidt, Frau, Berlin-Lankwitz.
 Schmidt, Herbert, Berlin-Dahlem, Institut für Vererbungsforschung.
 Schmidt, Jonas, Prof. Dr., Göttingen, Institut für Tierzucht.

- Schmidt, Peter, Dr. med., Berlin W 62, Burggrafenstr. 19.
 Schmidt, Frau, Berlin.
 Schmidt, W., Prof. Dr., Eberswalde, Eisenbahnstraße.
 Schmidt, Frl., Eberswalde.
 Schmidt, Werner, cand. rer. nat., Leipzig, Roßmarktstr. 20 III.
 von Schmidt-Ott, Exzellenz, Staatsminister a. D. Dr., Berlin, Schloß, Portal 3.
 Schmiemann, Hildegard, Stud.-Ass., Berlin-Schöneberg, Prinz-Georg-Str. 5.
 Schmucker, Th., Privatdozent Dr., Göttingen, Herzberger Chaussee 42.
 Schmucker, Frau Margherita, Göttingen.
 Schneider, E., Dr., Kiew, Lutheranskaja 12.
 Schneider, Frau, Kiew.
 Schneider, Friedrich, Dr., Klein-Wanzleben (Bez. Magdeburg).
 Schneider, Ph., Dr., Bonn, Landwirtschaftskammer.
 Schneider, Frau, Bonn.
 Schoenawa, Christa, Berlin-Dahlem, Kaiser Wilhelm-Institut für Biologie.
 Schönberg, Dr., Berlin SW 61, Tempelhofer Ufer 15.
 Schönberg, Frau, Berlin.
 Schoenberner, Studienrätin, Berlin SW 61, Tempelhofer Ufer 15.
 Schratz, E., Dr., Berlin-Dahlem, Kaiser Wilhelm-Institut für Biologie.
 Schreiber, Frl. U., Stettin.
 *Schribaux, E., Prof. Dr., Paris, 4 rue Platon.
 Schubart, Amtsgerichtsrat Dr., Berlin-Charlottenburg, Fredericiastraße.
 Schubart, Frau, Berlin-Charlottenburg.
 Schultz, B. K., Dr., München, Anthropologisch-Prähistorische Staatssammlung.
 Schultz, Frau, München.
 Schultze, Frau, Berlin-Dahlem, Cäcilien-Allee 10.
 Schulze, Hanna, Potsdam, Auguste-Viktoria-Str. 19.
 Schulze, Werner, Dr., Ahrensburg i. H., Pflanzenzuchtstation.
 *Schurig, Arthur, Oberamtmann Dr., Markee (Post Nauen).
 Schwarz, Ernst, Dr., Berlin W 50, Augsburger Str. 43 II.
 Schwemmle, Julius, Privatdozent Dr., Tübingen, Botanisches Institut.
 Schwemmle, Frau, Tübingen.
 Scott-Tucker, Mrs., Merton-London, S.W. 19, John Innes Hort. Inst.
 Seidel, F., Dr., Königsberg (Ostpreußen), Zoologisches Institut.
 Seidel, Frau, Königsberg (Ostpreußen).
 Seiler, Jacob, Prof. Dr., München, Zoologisches Institut.
 Seiler, Frau, München.
 Seitz, Forstmeister, Havelberg.
 Seitz, Frau, Havelberg.
 Seliber, G., Dr., Leningrad, Wissenschaftl. Institut Sesshaft, Prospekt
 \ Malkina 32.

- von Sengbusch, R., Dr., Berlin-Dahlem, Institut für Vererbungsforſchung.
 Serebrovsky, A. S., Prof. Dr., Moskau 2, Zootechniſches Institut.
 Sessous, Prof. Dr., Gießen, Landwirthſchaftl. Institut der Uniuerſität.
 Severin, Paula, Berlin-Dahlem, Kaiſer Wilhelm-Institut für Biologie.
 Seybold, Auguſt, Dr., Würzburg, Botaniſches Institut.
 Shivann, Prof. Dr., Charkow (Rußland), Puſchkinſtr.
 Shull, G. H. Prof. Dr., Princeton (N. J.), Princeton Uniuerſity.
 Shull, Mrs., Princeton (N. J.).
 Simmel, Hans, Prof. Dr., Jena, Lutherſtr. 2.
 Simon, S. V., Prof. Dr., Bonn, Botaniſches Institut der Uniuerſität.
 Simonet, Marc Paul Guſtave, Dr., Verrières-le-Buiſſon (Seine et Oise).
 Sirks, M. J., Dr., Wageningen (Holland), Otto van Gelreweg 2.
 Sirks, Frau A. A., Wageningen (Holland).
 Skalińska, Marie, Prof. Dr., Waſchau, Rue Bagatela No. 13.
 Sluczewski, A., Dr. med., Berlin-Charlottenburg, Kneſebeckſtr. 67.
 Smirnow, Eugen, Privatdozent Dr., Moskau, Zoolog. Muſeum der Uniuerſität.
 Snell, Karl, Dr., Berlin-Steglitz, Floraſtr. 6 II.
 Snell, Frau, Berlin-Steglitz.
 Snyder, L. H., Prof., Raleigh (N.-Car.), State College of Agriculture.
 Soehring, Legationsrat Dr., Berlin, Reichsminiſterium des Äußern.
 Sokolow, W. F., Leningrad, Institut für Agrikultur und Polytechnik.
 Solscher, Frau, Berlin, Beethovenſtr. 2.
 Spiegel, Frau, Berlin W 50, Paſſauer Straße 29.
 Splettſtößer, Studienrat Dr., Berlin, Gymnaſium zum Grauen Kloster.
 Splettſtößer, Frau, Berlin.
 Stabel, H., Dr., Berlin W 35, Schöneberger Ufer 14.
 Staehelin, M., Dr., Lauſanne (Schweiz), Chauſſee de la Concerette.
 Stalman, Frl. G., Dr., Stade, Am Schäferſtieg 3.
 Stang, V., Prof. Dr., Berlin NW 6, Tierärztliche Hochſchule, Luifenſtr. 56.
 Stang, Frau, Berlin.
 *Staples-Browne, R., Oxford (England), The Elms, Bampton.
 Stauffacher, H., Prof. Dr., Frauenfeld (Schweiz).
 Steere, Loyd V., Berlin, Unter den Linden 75/76.
 Steere, Mrs., Berlin.
 *Steffen, A., Gartendirektor, Pillnitz b. Dresden, Sächſiſche Verſuchs- und
 Beiſpielsgärtnerei.
 Steiger, Miniſter Dr., Berlin, Preußiſches Miniſterium für Landwirthſchaft,
 Domänen und Forſten.
 Steiger, Frau, Berlin.
 Stein, Emmy, Dr., Berlin-Dahlem, Institut für Vererbungsforſchung.
 Steinen, Karl von den, Prof. Dr., Berlin-Wilmersdorf, Güntzelſtr. 66.
 Steinen, Frau von den, Berlin-Wilmersdorf.

- Steiner, H., Dr., Zürich, Concilium Bibliographicum, Hofstr. 49.
 Steiner, Frau, Zürich.
 Stellwaag, Fritz, Prof. Dr., Neustadt a. H., Staatliche Versuchs- und Lehranstalt für Wein- und Obstbau.
 Stern, Curt, Dr., Berlin-Dahlem, Kaiser Wilhelm-Institut für Biologie.
 Stolte, H. A., Prof. Dr., Tübingen, Zoologisches Institut.
 Stomps, Theo J., Prof. Dr., Amsterdam, Plantage Middenlaan 7.
 zur Strassen, O., Geh.-Rat Prof. Dr., Frankfurt a. M., Zoologisches Institut.
 Stubbe, Hans, Diplomlandwirt, Berlin-Friedenau, Cäcilienärten 1.
 Suessenguth, Karl, Privatdozent Dr., München 38, Pilarstr. 7.
 Suessenguth, Frau, München.
 Sweschnikowa, Irene, Dr., Moskau, Agronomische Akademie, Petrowskoje-Rasumowskoje.
 Swingle, Charles F., Dr., Washington (D. C.), U.S. Dept. of Agriculture.
 Swingle, Mrs., Washington.
 Swoboda, Hermann, Prof. Dr., Wien 19, Hochschul-str. 36.
 Swoboda, Frau, Wien.
 Sylvén, Nils, Dr., Svalöf (Schweden).
 Szabó, Zoltan, Prof. Dr., Budapest 8, Esterhazy u. 3.
- Täckholm, G., Dr., Cairo, Egyptian University, Faculty of Sciences.
 Täckholm, Frau, Cairo.
 Takakusu, Sakae, Prof. Dr., Keijo (Japan).
 Takezaki, Yoshinogi, Dr., Kyoto, Kaiserliche Universität.
 Tamm, Ernst, Privatdozent Dr., Berlin-Friedenau, Lauterstr. 16
 Tamm, Frau, Berlin-Friedenau.
 Tammes, Tine, Prof. Dr., Groningen, Genetisches Institut der Universität.
 Tanaka, Tyozaburo, Prof. Dr., Miyazaki-shi (Japan), Miyazaki College of Agriculture.
- *Taufe, J., Prof. Dr., Brünn, Hochschule für Bodenkultur.
 Taute, Ministerialrat Prof. Dr., Berlin, Reichsministerium des Innern.
 Taute, Frau, Berlin.
 Tavčar, Alois, Dozent Dr., Zagreb (Jugoslawien), Institut für Pflanzenzüchtung der Universität.
 Terdenge, Vortragender Legationsrat, Berlin, Reichsministerium des Äußern.
 Thoenes, Dr., Langenstein-Böhnshausen bei Schlanstedt (Sachsen).
 Thoms, H., Geheimrat Prof. Dr., Berlin-Dahlem, Pharmazeutisches Institut.
 Thoms, Frau, Berlin-Dahlem.
 Thomsen, Andreas, Prof. Dr., Münster i. W., Hittorfstr. 24.
 Thomsen, Frau, Münster i. W.
 Thost, Robert, Dr., Berlin W 35, Schöneberger Ufer 12a.
 Thost, Frau Elisabeth, Berlin.
 Thost, Frä. Ingeborg, Berlin.

Timoféeff-Ressovsky, N., Dr., Berlin W 35, Kaiser Wilhelm-Institut für Hirnforschung.

Timoféeff-Ressovsky, Frau, Berlin.

Tischler, G., Prof. Dr., Kiel, Botanisches Institut.

Tischler, Frau, Kiel.

Tjebbes, K., Dr., Hillesög-Landskrona (Schweden).

Tobler, Fr., Prof. Dr., Dresden-A. 16, Botanisches Institut der Technischen Hochschule.

Tomiline, Dr., Charkow (Rußland), Kommission für Volksgesundheit.

Toxopeus, H. J., biol. drs., Assistent am Bot. Lab., Groningen, Hooge der A^a 37 a.

von Tschermak-Seysenegg, E., Hofrat Prof. Dr., Wien 18, Hochschule für Bodenkultur.

von Tschermak-Seysenegg, Frau, Wien.

Tschetwerikoff, Sergei, Prof. Dr., Moskau, Institut für Exper. Biologie, Worowzowo Pole 6.

Tysdal, H., Dr., St. Paul (Minn.), University of Minnesota.

von Ubisch, Gerta, Privatdozentin Dr., Heidelberg, Botanisches Institut.

Uhlmann, E., Prof. Dr., Jena, Phyletisches Museum.

Uhlmann, Frau, Jena.

Ulitrine, Alexis, Krasnodar (Kaukasus), Landwirtschaftliches Institut.

Vandel, A., Prof. Dr., Toulouse, Faculté des Sciences, Laboratoire de Zoologie.

Vandel, Mme., Toulouse.

Vavilov, N., Prof. Dr., Leningrad, Institut für angewandte Botanik.

von Verschuër, Frhr. O., Privatdoz. Dr., Berlin-Dahlem, Kaiser Wilhelm-Institut für Anthropologie.

von Verschuër, Frfr., Berlin-Dahlem.

*de Vilmorin, Jacques, Massy (Seine et Oise).

de Vilmorin, Roger L., Verrières-le-Buisson (Seine et Oise).

Virchow, Hans, Prof. Dr., Berlin-Charlottenburg, Knesebeckstr. 78/79.

Virchow, Frau, Berlin-Charlottenburg.

Voß, John, Dipl.-Landwirt, Göttingen, Rosdorfer Weg 70.

Waardenburg, P. J., Dr., Arnhem (Holland), Velperweg 22.

Waardenburg, Frau, Arnhem (Holland).

Walther, Prof. Dr. phil. et med. vet., Hohenheim i. W., Tierzuchtinstitut.

Warmbold, Prof. Dr., Berlin NW 7, I.-G.-Farbenindustrie, Neustädtische Kirchstr. 9.

Warmbold, Frau, Berlin.

von Wasielewski, Th., Prof. Dr., Rostock (Mcklb.), Hygienisches Institut.

Watkins, A. E., Esq., Dr., Cambridge (England), School of Agriculture.

- Weinberg, Wilhelm, Sanitätsrat Dr., Stuttgart, Rotabühlstr. 51.
Weiß, Paul, Dr., Wien XIX, Strassergasse 13.
Weiß, Frau, Wien.
Weißenberg, R., Prof. Dr., Berlin NW 6, Anatom.-Biolog. Institut.
Weißenberg, Frau, Berlin.
Wellington, Richard, Dr., Geneva (N. Y.), Agricultural Exper. Station.
Wellington, Mrs., Geneva (N. Y.).
Wellmann, O., Prof. Dr., Budapest VII, Tierärztliche Hochschule.
Wellmann, Frau, Budapest.
Werner, Dr., Hamburg, Chemisches Staatsinstitut.
Westenhöfer, M., Prof. Dr., Berlin, Pathologisches Museum der Universität.
von Wettstein, Fritz, Prof. Dr., Göttingen, Botanisches Institut.
von Wettstein, R., Hofrat Prof. Dr., Wien 3, Rennweg 14.
von Wettstein, Frau, Wien.
White, O. E., Dr., University (Va.), U.S.A.
White, Mrs., University.
Whiting, Anna R., Dr., Salisbury (North Car.), Catawba College.
Whiting, P. W., Prof. Dr., Boston (Mass.), Harvard Univ., Bussey Institut.
Wiemann, Ministerialrat Dr., Berlin, Preußisches Ministerium für Landwirtschaft, Domänen und Forsten.
Wiemann, Frau, Berlin.
von Wiese, Dr., Knehden, Post Templin (Uckermark).
von Wiese, Frau, Knehden, Post Templin (Uckermark).
Wilde, Frl. Frieda, Berlin-Pankow, Hartwigstr. 119.
Wilsdorf, G., Tierzuchtdirektor Dr., Berlin-Halensee, Paulsborner Straße.
Windelband, Ministerialrat Prof. Dr., Berlin, Kultusministerium.
Windelband, Frau, Berlin.
Winge, Ö., Prof. Dr., Kopenhagen, Kgl. Veterinär- og Landbokojskole's Avlsbiologiska Laboratorium.
Winge, Frau, Kopenhagen.
Winkler, H., Prof. Dr., Hamburg 36, Institut für allgemeine Botanik.
Winkler, W. F., Dr., Rostock (Meklb.), Hygienisches Institut.
de Winton, Dorothea, Dr., Merton-London S.W. 19, John Innes Hort. Inst.
Wittmack, L., Geh. Reg.-Rat Prof. Dr., Berlin-Lichterfelde-Ost, Hobrechtstraße 10.
Wlissidis, T., Prof. Dr., Athen, Rue Ferron 14 B.
Wodziezko, Adam, Dr., Poznan (Polen) Universität.
Wolf, Dr., Berlin, Chefredakteur der Deutschen Allgemeinen Zeitung.
Wolf, Frau, Berlin.
Wriedt, Christian, Staatskonsulent, Ski (Norwegen).

Yamahe, Jinshin, Prof. Dr., Sapporo (Japan), Kaiserliche Hokkaido Univ.

- *Zaitzew, G. S., Direktor, Taschkent (Rußland), Pflanzenzucht-Station Turkestan.
- Zarapkin, S., Dr., Moskau, Institut für experimentelle Biologie.
- Zarapkin, Frau A., Moskau.
- Zawadowsky, B., Prof. Dr., Moskau, Physiologisches Laboratorium der Swerdlowo Universität.
- Zawadowsky, Frau, Moskau.
- Zeleny, Charles, Prof. Dr., Urbana (Ill.), University of Illinois.
- Ziegelmayr, W., Dr., Berlin, Städtische Insel Scharfenberg im Tegeler See.
- Zimmermann, Frau, Dresden-Altstadt, Cäcilienstr. 7.
- Zimmermann, Geheimrat, Prof. Dr., Berlin-Zehlendorf, Am Heidehof 24.
- Zimmermann, Frä. I., Berlin-Zehlendorf.
- Zinzadse, Dr., Tiflis (Rußland), Universität.
- Zipfel, Charlotte, Berlin-Dahlem, Pflanzenphysiologisches Institut.
- Zulueta, Antonio, Prof. Dr., Madrid, Museo Nacional de Ciencias Naturales.
- Zweigert, Staatssekretär, Berlin, Reichsministerium des Innern.
- Zweigert, Frau, Berlin.

Liste der Gesellschaften und Institutionen

- *Asociación General de Ganaderos del Reino, Madrid (Spanien).
Asociación de Ingenieros Agrónomos de España, Madrid.
Colegio oficial Veterinarios La Coruña, La Coruña (Spanien).
- *Consejo Provincial de Fomento, Pontevedra (Spanien).
Consejo Provincial de Fomento, Vitoria (Spanien).
- *División Agronómica de Experimentaciones, Barcelona (Spanien).
- *División Agronómica de Experimentaciones, Palencia (Spanien).
Estación de Arboricultura y Fruticultura, Lérida (Spanien).
- *Estación de Ensayo de Semillas, Valladolid.
- *Estación Olivarrera, Tortosa (Spanien).
Estación de Viticultura y Enología, Valdepeñas (Spanien).
- *Granja Agrícola, Zaragoza.
- *Granja Escuela de Agricultura, La Coruña (Spanien).
- *Institut Agricole de Fribourg, Grangeneuve-Posieux (Schweiz).
- *Istituto di Genetica per la Cerealicoltura, Rom, Piazza di Porta Pia 121.
- *Maslozentr, Verband der milchwirtschaftlichen Genossenschaften, Moskau.
Sección Agronómica, Albacete (Spanien).
Sección Agronómica, Avila (Spanien).
- *Sección Agronómica, Barcelona.
- *Sección Agronómica, Bilbao (Spanien).
- *Sección Agronómica, Castellón de la Plana (Spanien).
- *Sección Agronómica, Lugo (Spanien).

*Sección Agronómica, Pontevedra (Spanien).

*Sección Agronómica, Salamanca (Spanien).

*Sección Agronómica, Valencia (Spanien).

*Servicio Agrícola de la Diputación de Vizcaya, Bilbao (Spanien).

Offizielle Vertreter der Länder, Behörden, Akademien, Hochschulen und Gesellschaften

Ägypten:

Egyptian University, Cairo

Prof. Dr. V. Jollos, Cairo

Belgien:

Hortus Botanicus und Natur-
wissenschaftliches Museum von
Antwerpen

Direktor G. R. L. Naveau, Ant-
werpen

Bulgarien:

Prof. Dr. M. Popoff, Berlin

Deutsches Reich:

Reichsministerium des Äußern

Legationsrat Dr. Soehring

Reichsministerium des Innern

Ministerialrat Prof. Dr. Max Taute

Reichsministerium für Ernäh-
rung und Landwirtschaft

Ministerialrat Dr. Koehler

Preußisches Ministerium für Wis-
senschaft, Kunst und Volks-
bildung

Regierungsrat Dr. Niessen

Preußisches Ministerium für
Landwirtschaft, Domänen und
Forsten

Staatssekretär Dr. Ramm
Oberregierungsrat Rohde

Preußisches Ministerium für
Volkswohlfahrt

Ministerialdirektor Dr. Krohne

Magistrat Berlin

Stadtmedizinalrat Prof. Dr. von
Drigalski, Berlin

Notgemeinschaft der Deutschen
Wissenschaft

Exzellenz Dr. Schmidt-Ott, Prä-
sident, Berlin

Reichsgesundheitsamt	Oberregierungsrat Dr. Hesse
Universität Berlin	Prof. Dr. Richard Hesse
Universität Erlangen	Prof. Dr. Kurt Noack, Erlangen
Universität Frankfurt a. M.	Geheimrat Prof. Dr. O. zur Strassen, Frankfurt a. M.
Universität Gießen	Prof. Dr. H. Kraemer, Gießen
Universität Halle	Prof. Dr. Th. Roemer, Halle (Saale)
Universität Heidelberg	Privatdozentin Dr. Gerta von Ubisch, Heidelberg
Universität Münster	Prof. Dr. W. Benecke, Münster
Landwirtschaftliche Hochschule Berlin	Prof. Dr. Hugo Mieke, Berlin
Landwirtschaftliche Hochschule Bonn-Poppelsdorf	Prof. Dr. Max Koernicke, Bonn- Poppelsdorf
Deutsche Botanische Gesell- schaft	Prof. Dr. L. Diels, Berlin-Dahlem
Deutscher Bund für Volksauf- artung und Erbkunde, Berlin	Kabinettsrat Dr. jur. Dr. med. von Behr-Pinnow
Deutsche Gesellschaft für Blut- gruppenforschung	Prof. Dr. O. Reche, Leipzig
Deutsche Gesellschaft für Rassenhygiene	Ministerialdirektor Dr. Krohne
Deutsche Gesellschaft zur Be- kämpfung der Geschlechts- krankheiten	Dr. Fritz Falkenburger, Berlin
Deutsche Landwirtschaftsgesell- schaft	Dr. phil. G. Freyer, Berlin
Deutsche Zoologische Gesell- schaft	Prof. Dr. V. Haecker, Halle(Saale)
Gesellschaft zur Förderung deutscher Pflanzenzucht	Landesökonomierat Dr.-Ing. h. c. Ackermann, Gut Ilbach b. Straßkirchen Domänenrat Dr. h. c. Ed. Meyer, Friedrichswerth
Finnland:	
Ministerium für Landwirtschaft	Dr. Olavi Meurman, Messukylä
Universität Helsingfors	Prof. Dr. H. Federley, Helsing- fors

Frankreich:

Ministère de l'Instruction Publique	Dr. F. Caridroit, Neuilly-sur- Seine Prof. Dr. M. Caullery, Paris Prof. Dr. A. Pézard, Paris Prof. Dr. A. Vandel, Toulouse
Ministère de l'Agriculture, Paris	Préparateur à l'Institut des Recher- ches Agronomiques Dr. Méne- ret, Clermont-Ferrand Inspecteur Général des Stations et Laboratoires P. Rey, Paris
Société Botanique de France, Paris	Dr. Louis Genevois, Bordeaux
La Société Nationale d'Horti- culture de France	Selectionneur Auguste Meunis- sier, Verrières-le-Buisson

Griechenland:

Ministerium für Ackerbau	Prof. Dr. T. Wlissidis, Athen Prof. Dr. T. Wlissidis, Athen
--------------------------	--

Großbritannien:

The Eugenics Society, London	Prof. Dr. R. Ruggles Gates, London
Linnean Society, London	Prof. Dr. John Percival, M.A., Sc., F.L.S., Reading
Royal Horticultural Society, London	Direktor F. J. Chittenden, F.L.S., V.M.H., Wisley

Holland:

Ministerium des Innern und für Landwirtschaft	Prof. Dr. J. A. Honing, Wage- ningen
Niederländisches Ministerium für Unterricht, Kunst und Wis- senschaft	Prof. Dr. Tine Tammes, Gro- ningen
Reichs-Universität Groningen	Prof. Dr. Tine Tammes, Gro- ningen
Niederländische Genetische Verèinigung	Dr. A. L. Hagedoorn, Soester- berg

Königliche Niederländische Gesellschaft für Gartenbau und Botanik	Dr. M. J. Sirks, Wageningen
Italien:	Prof. Dr. Paolo Enriques, Padua
Universität Padua	Prof. Dr. Paolo Enriques, Padua
Japan:	Prof. Dr. Yoshinori Takezaki, Kioto
Ministerium für Unterricht	Prof. Dr. Yoshinori Takezaki, Kioto
Litauen:	
Medizinische Fakultät der Universität Kaunas	Prof. Dr. E. Landau, Kaunas
Norwegen:	
Norwegische Akademie der Wissenschaften, Oslo	Prof. Dr. O. L. Mohr, Oslo
Kongelige Frederiks Universitet, Oslo	Prof. Dr. Kristine Bonnevie, Oslo
Österreich:	Hofrat Prof. Dr. R. von Wettstein, Wien
Universität Wien	Hofrat Prof. Dr. R. von Wettstein, Wien
Hochschule für Bodenkultur, Wien	Prof. Dr. E. von Tschermak-Seysenegg, Wien
Gesellschaft für Pflanzenzüchtung, Wien	Hofrat Prof. Dr. C. Fruwirth, Waldhof-Amstetten
Palästina:	
Agricultural Experiment Station, Tel-Aviv	Dr. Ludwig Pinner, Tel-Aviv
Institut für Palästinakunde, Jerusalem	Seniorassistent I. Oppenheim, Tel-Aviv
Polen:	Dr. G. Poluszinsky, Lemberg
	Prof. Dr. Marie Skalinska, Warschau
	Dr. Adam Wodziczko, Posen
Wydział Lekarski Uniwersytetu Jagiellońskiego	Dr. Julian Morawski, Kobierzyn bei Krakau

Rumänien:

Ministerium für Landwirtschaft, Bukarest	Prof. Dr. N. Saulescu, Cluj
Landwirtschaftliche Hochschule Bukarest	Prof. Dr. Anastase Munteanu, Bukarest

Rußland:

Akademie der Wissenschaften, Leningrad	Prof. Dr. S. Nawaschin, Moskau Prof. Dr. Jur. Philiptschenko, Leningrad
„Glawnauka“, Zentralverwal- tung der wissenschaftlichen Institute, Moskau	Prof. Dr. S. Nawaschin, Moskau
„Narkompros“, Volksaufklär- ungskommissariat, Moskau	Prof. Dr. S. Nawaschin, Moskau
Universität Irkutsk	Prof. Dr. W. Schewiakoff, Irkutsk
Universität Minsk	Prof. Dr. N. Gaidukow, Minsk
Veterinär-Zootechnisches Insti- tut, Kiew	Prof. Dr. J. Klodnitzki, Kiew
Institut für angewandte Botanik, Leningrad	Prof. Dr. N. Vavilov, Leningrad
Forstinstitut Leningrad	Prof. Dr. M. Rimsky-Korsa- kow, Leningrad
Institut für experimentelle Bio- logie, Moskau	Prof. Dr. N. Koltzoff, Moskau
Zentralversuchsstation, Odessa	Prof. Dr. A. Sapëhin, Odessa
Zucht und Samenverwaltung des Zuckertrustes der S.S.S.R.	Prof. Dr. I. Jakuschkin, Woro- nesch Dr. Ernst Schneider, Kiew

Schweden:

	Prof. Dr. Herman Funkquist, Alnarp-Åkarp
	Prof. Dr. Nils Heribert-Nilsson, Landskrona
	Prof. Dr. H. Nilsson-Ehle, Svalöf
Mendelska Sällskapet, Lund	Prof. Dr. H. Nilsson-Ehle, Svalöf

Schweiz:

Universität Zürich	Prof. Dr. Alfred Ernst, Zürich
Concilium Bibliographicum, Zürich	Dr. Hans Steiner, Zürich

Spanien:

Universität Madrid	Prof. Dr. Antonio Zulueta, Madrid
Colegio oficial Veterinarios de La Coruña, Madrid	Direktor D. Cruz A. Gallástegui, Pontevedra
Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid	Prof. Dr. Antonio Zulueta, Madrid
Consejo Provincial de Fomento, Vitoria	M. Arenuega
Asociación de Ingenieros Agró- nomos de España, Madrid	Ingeniero Jefe D. Ramon Blanco, Lérida
Sección Agronómica, Avila	Ingeniero Jefe D. Ramon Blanco, Lérida
Sección Agronómica, Albacete	Ingeniero Jefe D. Ramon Blanco, Lérida
Estación de Arboricultura y Fruticultura, Lérida	Carlos Cassado, Lérida
Estación de Viticultura y Eno- logia, Valdepeñas	Ingeniero Jefe D. Ramon Blanco, Lérida

Tschechoslowakei:

Mährische Landwirtschaftliche Landesversuchsanstalt in Brünn	Dr. Karel Kočnar, Brünn
Mährisches Zootechnisches Landes-Forschungsinstitut in Brünn	Dr. Jan Podhradsky, Brünn

Ungarn:

Landwirtschaftliche Sektion der Staatswirtschaftlichen Fakul- tät der Universität Budapest	Prof. Dr. Zoltan Szabó, Budapest
--	----------------------------------

Vereinigte Staaten von Amerika:	Loyd V. Steere, Berlin
National Academy of Sciences, Washington	Prof. Dr. Chas. B. Davenport, Cold Spring Harbor, N. Y.
National Research Council, Washington	Dr. L. C. Dunn, Storrs, Conn.
United States Department of Agriculture, Washington	Loyd V. Steere, Berlin
Carnegie Institution of Washington, Washington, D.C.	Prof. Dr. Chas. B. Davenport, Cold Spring Harbor, N. Y. Dr. A. M. Banta, Cold Spring Harbor, N.-Y. Prof. Dr. A. F. Blakeslee, Cold Spring Harbor, N. Y. Dr. M. Demerec, Cold Spring Harbor, N. Y. Dr. E. C. MacDowell, Cold Spring Harbor, N. Y.
Stanford University, California	Prof. Dr. Frederick G. Krauß, Honolulu
University of Illinois, Urbana	Prof. Dr. Charles Zeleny, Urbana
Pan-Pacific Union, Honolulu	Prof. Dr. Frederick G. Krauss, Honolulu
Pan-Pacific Research Institution, Honolulu	Prof. Dr. Frederick G. Krauss, Honolulu

Allgemeines Programm

Sonntag, den 11. September:

17.00 Uhr: Führung durch den Zoologischen Garten durch Dr. L. Heck.

Ab 19.00 Uhr: Begrüßungsabend im Restaurant des Zoologischen Gartens (Rote Veranda).

Montag, den 12. September:

10.15 Uhr: Eröffnungssitzung im großen Vortragssaal des Langenbeck-Virchow-Hauses, Berlin NW, Luisenstr. 58.

Begrüßung, Präsidentenwahl.

Allgemeiner Vortrag: R. v. Wettstein, Wien: Das Problem der Evolution und die moderne Vererbungslehre.

Schluß der Sitzung: 12 Uhr.

14.15 Uhr: Sektionssitzungen in der Universität:

Sektion I: Hörsaal 122 (Auditorium maximum).

Sektion II: Hörsaal 163.

Sektion III: Hörsaal 3.

Sektion V: Hörsaal 4.

17.00 Uhr: Einladung des Reichsministers des Innern v. Keudell und Frau v. Keudell zum 5-Uhr-Tee im Kaisersaal des Restaurants „Zoologischer Garten“, Eingang Lichtensteinportal. (Dunkler Anzug, kein Gesellschaftsanzug.)

Dienstag, den 13. September:

9.15 Uhr: Allgemeine Sitzung im Hörsaal 122 (Auditorium maximum) der Universität. Vorsitzender: R. C. Punnett, Cambridge.

1. Allgemeiner Vortrag: R. Goldschmidt, Berlin-Dahlem: Gen und Außencharakter.

2. Allgemeiner Vortrag: O. Rosenberg, Stockholm: Speziesbildung mit Vervielfältigung von Chromosomen.

3. Allgemeiner Vortrag: H. Federley, Helsingfors: Chromosomenverhältnisse bei Mischlingen.

Schluß der Sitzung: 12.30 Uhr.

14.15 Uhr: Sektionssitzungen in der Universität.

Sektion I: Hörsaal 122 (Auditorium maximum).

Sektion II: Hörsaal 163.

Sektion III: Hörsaal 3.

Sektion V: Hörsaal 4.

20.00 Uhr: Empfang durch die Stadt Berlin in der Stadthalle des Stadthauses, Klosterstraße. (Gesellschaftsanzug.)

Mittwoch, den 14. September:

9.20 Uhr: Allgemeine Sitzung im Hörsaal 122 (Auditorium maximum) der Universität. Vorsitzender: M. Caullery, Paris.

1. Allgemeiner Vortrag: A. Pézard, Paris: Les hormones sexuelles et l'hérédité mendélienne chez les Gallinacés.

2. Allgemeiner Vortrag: N. I. Vavilov, Leningrad: Geographische Genzentren unserer Kulturpflanzen.

3. Allgemeiner Vortrag: A. F. Blakeslee, Cold Spring Harbor: Genetics of *Datura*.

Schluß der Sitzung: 12.30 Uhr.

14.15 Uhr: Sektionssitzungen in der Universität.

Sektion I: Hörsaal 122 (Auditorium maximum).

Sektion II: Hörsaal 163.

Sektion III: Hörsaal 3.

Sektion IV: Hörsaal 228.

Sektion VI: Hörsaal 4.

Abends: Festvorstellungen in der Staatsoper („Tristan und Isolde“), im Staatlichen Schauspielhaus („Maß für Maß“) und in der Städtischen Oper („Walküre“), in erster Linie für Nicht-Berliner Teilnehmer.

Donnerstag, den 15. September:

9.20 Uhr: Allgemeine Sitzung im Hörsaal 122 (Auditorium maximum) der Universität. Vorsitzender: C. B. Davenport, Cold Spring Harbor.

1. Allgemeiner Vortrag: H. J. Muller, Austin: The problem of genic modification.
2. Allgemeiner Vortrag: H. Winkler, Hamburg: Zur Theorie der Crossing-over-Erscheinungen.
3. Allgemeiner Vortrag: A. Ploetz, Herrsching: Bisherige private und staatliche Förderung der Rassenhygiene und Eugenik und ihre nächste Weiterentwicklung.

Schluß der Sitzung: 13 Uhr.

Ab 14.00 Uhr: Besichtigung der Institute in Dahlem:

1. Kaiser-Wilhelm-Institut für Biologie, Boltzmannstraße (beim Untergrundbahnhof Thielplatz).
2. Institut für Vererbungsforschung der Landwirtschaftlichen Hochschule, Schorlemer-Allee (beim Untergrundbahnhof Podbielski-Allee).
3. Biologische Reichsanstalt für Land- und Forstwirtschaft, Königin-Luise-Straße (Untergrundbahnhof Podbielski-Allee).

Freitag, den 16. September:

9.30 Uhr: Allgemeine Sitzung im Hörsaal 122 (Auditorium maximum) der Universität. Vorsitzender: G. H. Shull, Princeton.

1. Allgemeiner Vortrag: F. A. E. Crew, Edinburgh: The organisation and function of an animal breeding research department.
2. Allgemeiner Vortrag: M. Demerec, Cold Spring Harbor: The behavior of mutable genes.

Schluß der Sitzung: 11.15 Uhr.

14.00 Uhr: Abfahrt von der Universität mit Gesellschaftsautos nach Wannsee.

15.00 Uhr: Ab Wannsee mit Schiff nach Potsdam, Ankunft daselbst gegen 16 Uhr. — Im Anschluß hieran etwa einstündiger Spaziergang im Park von Sanssouci.

17.00 Uhr: Treffpunkt im Restaurant „Zur Historischen Mühle“ (Kaffee und Kuchen).

18.00 Uhr: Abfahrt per Auto wieder nach Berlin.



MEMBERS OF THE SIXTH INTERNATIONAL CONGRESS OF GENETICS AT ITHACA

Sonnabend, den 17. September:

9.30 Uhr: Geschäftssitzung im Hörsaal 122 (Auditorium maximum) der Universität.

Wahl des nächsten Tagungsortes und des permanenten Ausschusses zur Vorbereitung des nächsten internationalen Kongresses.

10.15 Uhr: Sitzung der Sektion I: Hörsaal 122 (Auditorium maximum) der Universität.

Sitzung der Sektion III: Hörsaal 163.

15.15 Uhr: Sitzung der Sektion I: Hörsaal 122 (Auditorium maximum) der Universität.

20.00 Uhr: Schlußdiner im Kaisersaal des Restaurants „Zoologischer Garten“ (Eingang Lichtensteinportal). (Gesellschaftsanzug.)

Allgemeine Sitzungen

Am Montag, den 12. September, vormittags 10.15 Uhr wurde der Kongreß im großen Vortragssaale des Langenbeck-Virchow-Hauses in Anwesenheit zahlreicher offizieller Vertreter feierlich eröffnet. Die Firma L. Späth hatte dem Saal mit Hilfe einer großen Kollektion von Dahlien ein besonders festliches Gewand gegeben, und vorne, neben dem Tisch des Präsidiums, war die Büste Gregor Mendels aufgestellt, geschaffen noch kurz vor dem Kongreß von einer Berliner Künstlerin, Frä. L. Gräfe.

Prof. E. Baur, der Vorsitzende des Ortsausschusses, begrüßte die Versammlung mit folgender Ansprache:

Meine Damen und Herren!

Im Auftrage der Deutschen Gesellschaft für Vererbungswissenschaft heiße ich sie herzlich willkommen. Ich danke Ihnen, daß Sie unserer Einladung zum V. Internationalen Kongreß für Vererbungswissenschaft aus allen Teilen der Welt in so großer Anzahl gefolgt sind.

In den 16 Jahren, die seit unserm letzten Kongreß in Paris verflossen sind, hat die Genetik eine Entwicklung durchlaufen, die wohl nur wenige vorausgeahnt haben. Damals in Paris kannten sich fast alle Kongreßteilnehmer schon vorher persönlich. Jeder von uns kannte die damals vorhandene genetische Literatur, und jeder wußte von jedem anderen, worüber er arbeitete. Die Genetik war damals eben noch ein ganz kleiner unwichtiger Außenposten der Biologie; heute ist die Genetik eine der wichtigsten biologischen Disziplinen geworden und hat größere und raschere Fortschritte zu verzeichnen als irgend ein anderes Teilgebiet der Naturwissenschaften überhaupt. Heute erscheinen in zwei Monaten mehr wissenschaftliche Publikationen, als es aus der ganzen Zeit von 1900—1911 überhaupt gab.

Gerade wegen der fast überstürzten Entwicklung ist es notwendig, daß wir einmal zusammenkommen und daß sich die Forscher gegenseitig



Am Präsidiumstisch: H. Nachtsheim, K. Bonnevill, R. C. Punnett, S. G. Nawaschin, R. v. Hertwig, E. v. Tschernak-Seysenegg, H. Nilsson-Ehle, K. Bélar
 Prot. E. Baur, Berlin-Dahlem, eröffnet den Kongreß als Vorsitzender des Ortsausschusses
 Scherl phot.

kennen lernen, von denen vielleicht der eine in Europa, der andere in Amerika und der dritte in Japan am selben Problem arbeitet.

Die Fortschritte der theoretischen Genetik gewinnen von Jahr zu Jahr mehr an Bedeutung auch für die Praxis, und schon heute liefert die Genetik die wichtigsten Grundlagen für ein zielbewußtes Vorgehen in Bevölkerungspolitik und Eugenik und auf anderen Gebieten der Medizin. Ebenso beruht jeder Fortschritt in der Pflanzen- und Tierzüchtung ausschließlich auf experimenteller genetischer Arbeit. Der großen volkswirtschaftlichen Bedeutung der Genetik entspricht nicht ganz — wenigstens bei uns in Europa — die Stellung der Genetik als Lehrfach an unseren Universitäten und Hochschulen; es fehlt noch überall sehr an brauchbaren Forschungsstätten. Ich darf aber dankbar anerkennen, daß bei uns in Deutschland die maßgebenden Stellen volles Verständnis für unsere Wissenschaft haben, und ich darf es besonders betonen, daß wir die Freude haben, heute in unserer Mitte als Vertreter der Reichsregierung den Reichsminister des Innern, Herrn Dr. v. Keudell, und als Vertreter der Preußischen Staatsregierung den Landwirtschaftsminister, Herrn Dr. Steiger, und als Vertreter der Stadt Berlin Herrn Stadtmedizinalrat Dr. v. Drigalski zu begrüßen.

Meine Damen und Herren! Es ist mir nicht möglich, Sie alle, die zum Teil weit her unserer Einladung gefolgt sind, im einzelnen willkommen zu heißen oder auch nur die hervorragendsten Repräsentanten unserer Wissenschaft einzeln zu begrüßen, aber ich halte es für meine Pflicht, einer Anzahl von Genetikern zu gedenken, die heute nicht unter uns weilen. Wir haben ja die große Freude, eine lange Reihe der Bahnbrecher unserer Wissenschaft, der Pioniere aus dem Anfang des Jahrhunderts zu sehen. Leider sind aber zwei davon, die kommen wollten, durch Krankheit im letzten Augenblick verhindert worden, die Herren Correns und Johannsen. Ich glaube wohl im Sinne von Ihnen allen zu handeln, wenn ich den beiden Kollegen unsere besten Wünsche für baldige Genesung übermittle. Ebenso darf ich wohl Ihr Einverständnis voraussetzen, daß wir dem Nestor der modernen Genetik, Prof. Dr. Hugo de Vries, ein Begrüßungstelegramm senden.

Meine Damen und Herren! In der Zeit seit dem letzten Kongreß hat der Tod uns eine Anzahl hervorragender Genetiker entrissen. Wir erinnern uns an Philipp de Vilmorin, unseren liebenswürdigen Gastgeber auf dem letzten Kongreß, und an Arnold Lang.

Most we miss a man who was our leader during 4 genetic congresses and of whom we are all thinking at this time; it is William Bateson.

What William Bateson meant for the development of Genetics, you all know. His name will be quoted as long as experimental Genetics exists. We German biologists have still another more personal reason to honour Bateson's name. He was one of the first who after the war took up the old friendly scientific relations, and in the first years after the war when everywhere abroad German science was proscribed, he fought against these boycotting tendencies. He did this fearlessly at a time where great personal courage was still necessary for such actions. That Bateson was right is proved by this congress, in which representatives of all civilized nations are to-day assembled. And just in this way we honor best his memory and act according to his opinion.

Mit dem Wunsche, daß diese gemeinsame Arbeit uns alle auch menschlich und persönlich einander näher führen möge, erkläre ich hiermit den V. Internationalen Kongreß für Vererbungswissenschaft für eröffnet.

Das Wort hat nunmehr der Reichsminister des Innern, Herr Dr. v. Keudell:

Meine Damen und Herren!

Namens der deutschen Reichsregierung heiße ich Sie, die Mitglieder des V. Internationalen Kongresses für Vererbungswissenschaft, herzlich willkommen. Aus Gründen, deren Darlegung im einzelnen Sie mir erlassen werden, ist es für die Reichsregierung eine besondere Genugtuung, daß Ihre Tagung auf deutschem Boden stattfindet. Möchte es den verehrten Gästen aus dem Auslande gelingen, sich von den tatsächlichen Verhältnissen Deutschlands ein lebendiges und zutreffendes Bild zu verschaffen, und möchten Sie als schönsten Gewinn Ihres hiesigen Aufenthaltes das Bewußtsein in Ihre Heimat mitnehmen, daß Ihre wissenschaftliche Arbeit von innerer Anteilnahme weiter Kreise Deutschlands getragen wird.

Wem das Glück und die Ehre zuteil wird, einen solchen Kongreß zu begrüßen, darf seine Aufgabe nicht darin erblicken, Ihre Arbeit nach der wissenschaftlichen oder praktisch-technischen Seite auch nur annähernd erschöpfend würdigen zu wollen. Dem Politiker liegt es ob, Betrachtungen anzustellen über die von Ihnen ausgehenden tatsächlichen Einwirkungen auf das Volksleben. Lassen Sie mich daher aus der Fülle der die Vergangenheit und Zukunft der Menschheit umfassenden Probleme zwei Gedanken aussprechen:

Das Zusammenwirken der verschiedenen Länder hat, wie wir täglich erleben, eine gegen früher ungeahnte Intensivierung erfahren. Auf kaum einem die Völker berührenden Gebiet beruht der wahre Fortschritt so auf der bewußten Mitarbeit der einzelnen Persönlichkeit wie hier. Wenn wir uns diesem Postulat nicht entziehen, so gelangen wir zu der Verpflichtung höchst persönlicher Stellungnahme des einzelnen zu Ihrer Arbeit. Das, was im Pflanzen- und Tierleben erreicht wird, redet eine eindringliche Sprache zu uns. Wie öde ein Leben ohne freigewählte Pflichten; wie gebieterisch daher die von diesem Kongreß verkörperte Mahnung gegenüber den Auswirkungen des Individualismus; wie groß im sozialen Zeitalter gegenüber staatlicher Fürsorge die Verantwortung auch des Schwachen in der Vererbungsfrage; und wie unendlich wichtig, daß das Ringen des Idealismus, daß vielfacher sittlicher Kampf, um tragische Irrtümer zu vermeiden, gestützt wird auf biologische Kenntnisse.

Noch ein anderer Gewinn Ihres Wirkens für das Leben der Völker muß besonders hervorgehoben werden: Die heutige Öffentlichkeit lechzt, wie wir wissen, nach Augenblickserfolgen, Schnellrezepten, Sensationen aller Art. Wem die Beschäftigung mit den von Ihnen vertretenen großen Gedanken mehr sein soll als eine flüchtige Anregung, ist gezwungen zur Arbeit auf lange Sicht. Wir gedenken dabei der weiten Zeiträume, innerhalb deren erst sich die Anwendung Ihrer Grundsätze im Leben der Bäume verwirklicht. Es gilt also für den einzelnen nicht nur das einmalige oder öftere Fassen bestimmter Entschlüsse, es gilt vom Anfang bis zum Ende des Lebens in Fortsetzung der Persönlichkeit derer, die vor uns waren, durch immer wiederkehrende Beachtung dieser Grundsätze sich durch die Tat zu ihnen zu bekennen. Auch wem das schreckliche Los zuteil wurde, daß er seiner Väter nicht gern gedenken kann, soll Rüstzeug zur Aufwärtsentwicklung vermittelt werden, soweit die Biologie dazu imstande ist. Eine edle, hohe und so nahe liegende Aufgabe, darum zu ringen, in diesem Sinne der Vergangenheit und Zukunft gerecht zu werden. Glückliche Gemeinschaft, das Volk, die Welt, wo unter den Gesichtspunkten Ihrer Bestrebungen mit Recht gesagt werden kann, es geht aufwärts!

Das Wort erhält hierauf der Preußische Minister für Landwirtschaft, Domänen und Forsten, Herr Dr. Steiger:

Meine Damen und Herren!

Namens der Preußischen Staatsregierung heiße ich Sie alle, die Sie von fern und nah hierher gekommen sind, um an dem V. Inter-

nationalen Kongreß für Vererbungswissenschaft teilzunehmen, herzlich willkommen. Mit besonderer Freude hat die Preußische Staatsregierung seinerzeit den Gedanken begrüßt, den bereits für 1916 geplanten Kongreß nunmehr in diesen Tagen in Berlin stattfinden zu lassen. Mit Interesse hat sie an den Vorbereitungen dieser Veranstaltung teilgenommen.

Wie das Programm erkennen läßt, steht Ihnen, meine Damen und Herren, eine reiche Arbeit bevor. Die große Zahl der angemeldeten Vorträge und die Auswahl der zu behandelnden Fragen ist gleichzeitig ein deutlicher Beweis für die Bedeutung und den Umfang der den Gegenstand der Beratung bildenden Vererbungswissenschaft. Die Aufmerksamkeit, die ihr in den von Ihnen vertretenen Staaten und Ländern gewidmet wird, beweist ferner welcher allgemeinen Wertschätzung sich diese verhältnismäßig junge Wissenschaft erfreut.

Es liegt nahe, daß mich als preußischen Landwirtschaftsminister vor allem die Frage interessiert, welche Vorteile sich aus der Anwendung der Lehren der Vererbungswissenschaft für die landwirtschaftliche Praxis und somit für die Volksernährung ergeben. Dabei verkenne ich selbstverständlich keineswegs den Wert, den diese Wissenschaft vom rein theoretischen Standpunkt aus besitzt. Auch bin ich mir bewußt, daß sich die Verwertung der durch sie gewonnenen Erkenntnisse nicht in der Nutzbarmachung ihrer Ergebnisse für die Züchtung unserer Kulturpflanzen und Haustiere erschöpft. Ich glaube es mir jedoch versagen zu können, im Rahmen dieser Ausführungen auch auf die Bedeutung der Vererbungswissenschaft für die Vererbung beim Menschen und alle damit zusammenhängenden Fragen oder für die Eugenik einzugehen.

Da Züchtung angewandte Vererbungswissenschaft ist, so liegt die Frage nahe, welche züchterischen Erfolge denn auf den Gebieten der Pflanzen- und Tierzüchtung bisher erzielt worden sind. Bei der Beantwortung dieser Frage sei es mir gestattet, mich auf die in Deutschland bestehenden Verhältnisse zu beschränken. Ein Bild von dem Einfluß züchterischer Arbeit auf die Erträge unserer wichtigsten Kulturpflanzen bieten die Ernteergebnisse je Flächeneinheit in den verschiedenen Zeitabschnitten. Berechnet man aus ihnen die Ertragssteigerung, so ergibt sich, daß diese in den 80 Jahren vom Anfang des vorigen Jahrhunderts bis zum Jahre 1880 rund 55 v. H., in den Jahren von 1880 bis 1910 dagegen 67 v. H. betrug. Das Tempo der Ertragssteigerungen wurde in dem letzten Zeitabschnitt somit im Vergleich zu dem Zeitraum von 1800 bis 1880 ungefähr verdreifacht. An dieser Ertragssteigerung ist die auf den Forschungs-

ergebnissen der Vererbungswissenschaft basierende Pflanzenzüchtung mit mindestens 30 v. H. beteiligt, während die restlichen 70 v. H. auf die übrigen Faktoren, wie künstliche Düngung, bessere Bodenbearbeitung usw. entfallen.

Bei der Tierzüchtung wissen wir, daß sich das Gewicht einer Kuh um die Mitte des vorigen Jahrhunderts um 300 kg bewegte, und daß die durchschnittliche Milchleistung etwa 1200 kg erreichte. Demgegenüber hat sich das Gewicht jetzt nahezu verdoppelt, während der durchschnittliche Milchertrag auf etwa 2000 kg gestiegen ist.

Diese Beispiele mögen genügen, um zu zeigen, daß auf dem Gebiet der Züchtung dank den Forschungsergebnissen der Vererbungswissenschaft tatsächlich beachtenswerte Fortschritte erzielt worden sind. Und doch bleibt noch viel zu tun übrig. So darf ich darauf hinweisen, daß die Milchleistung von 2000 kg durchaus nicht als zufriedenstellender Ertrag angesehen werden kann. Wurden doch bei den Leistungsprüfungen auf dem Staatlichen Versuchsgut Koppehof bei Berlin Jahresmilchleistungen von 10800 kg Milch erzielt, ein Ertrag, der bei den Leistungsprüfungen in den Vereinigten Staaten von Amerika noch um rund 6000 kg übertroffen wurde. Wenn es auch nicht durchführbar sein wird, diese unter besonderen Verhältnissen möglich gewesenen Leistungen heute allgemein zu erreichen, so muß doch die Züchtung bestrebt sein, zum mindesten eine Verdoppelung des gegenwärtigen Durchschnittsmilchertrages herbeizuführen.

Ähnlich liegen die Verhältnisse auf dem Gebiete der Geflügelzucht, wo die durchschnittliche Eierproduktion eines Huhnes, gemessen an den Spitzenleistungen ausgewählter Versuchstiere, gleichfalls noch eine wesentliche Erhöhung der Leistungen in den Bereich der Möglichkeit rückt.

Die Steigerung der Leistungen darf selbstverständlich nicht auf Kosten der Konstitution erfolgen. Der Form wird, wie bisher, auch weiterhin Beachtung zu schenken sein. Nur werden die allzu strengen Anforderungen hier eine Milderung erfahren können.

Wie die tierischen Leistungen lassen sich auch die Erträge unserer Kulturpflanzen durch geeignete züchterische Maßnahmen noch weitgehend verbessern. Ein dankbares Gebiet bilden hier vor allem die züchterisch bisher nur wenig bearbeiteten Futterpflanzen. Neben der Höhe der Erträge wird auch ihre Sicherheit mehr Beachtung finden müssen, als es zur Zeit geschieht. Ferner verdienen die Bestrebungen Aufmerksamkeit, die darauf hinauslaufen, die Vegetationszeit der

Kulturpflanzen nach Möglichkeit zu verkürzen und dadurch den klimatisch weniger begünstigten Gegenden den Anbau zu erleichtern. Für Deutschland wird es weiter von großer Wichtigkeit sein, wenn die von verschiedenen Seiten in Angriff genommenen Arbeiten der Züchtung eines Weizens für leichte Böden Erfolg haben würden.

Besonders bedeutungsvoll aber ist für die Zukunft die Immunitätszüchtung. Wenn ich dabei wieder von deutschen Verhältnissen ausgehen darf, so wird hier alljährlich ein nicht unerheblicher Teil der Kartoffelernte durch *Phytophthora*-Befall vernichtet, die Roggenernte erleidet große Verluste durch *Fusarium*, der Weizenерtrag wird in den meisten Jahren durch Rostbefall erheblich beeinträchtigt.

Ein besonderes Sorgenkind der deutschen Wirtschaft ist ferner der Weinbau. Fast 2 Mill. RM. werden Jahr für Jahr zur Reblausbekämpfung nach dem Ausrottungsverfahren aufgewendet. Sehr erhebliche Mittel sind weiter zur Bekämpfung der pilzparasitären Rebkrankheiten erforderlich. Diese Beispiele ließen sich beliebig vermehren. Die durch diese Schäden hervorgerufenen Verluste durch Züchtung immuner Sorten zu beseitigen, wie es bei der Bekämpfung des Kartoffelkrebses mit Erfolg geschehen ist, halte ich für eine der wichtigsten Aufgaben der Züchtung.

In Erkenntnis der Bedeutung dieser Frage für den Weinbau habe ich veranlaßt, daß die Züchtung reblaus- und pilzimmuner Sorten nach vererbungstheoretischen Grundsätzen mit allem Nachdruck ausgebaut wird. Ich weiß, daß sich alle diese Ziele nicht von heute auf morgen erreichen lassen werden. Reichen doch vielfach bisher unsere Kenntnisse noch nicht aus, um alle diese Probleme schon jetzt mit Aussicht auf Erfolg in Angriff zu nehmen. Umso notwendiger aber ist es, die Vererbungswissenschaft in den Stand zu setzen, die Grundlagen hierfür zu schaffen. Leider ist es in Preußen noch nicht möglich gewesen, dieser Wissenschaft ausreichende Forschungsstätten zur Verfügung zu stellen und ihr damit die Rolle zuzuweisen, die ihrer Bedeutung entspricht. Wie weit es möglich sein wird, in Zukunft in dieser Hinsicht eine Änderung eintreten zu lassen, wird allein von der Finanzlage des Staates abhängen. Da mir bekannt ist, daß in vielen der von Ihnen, meine Damen und Herren, vertretenen Länder vorbildliche Einrichtungen auf dem Gebiete der Vererbungswissenschaft bestehen, so werden wir in Deutschland manches von Ihnen lernen können. Darüber hinaus bin ich aber der Überzeugung, daß sich die Fortschritte auf dem Gebiete der Vererbungsforschung nur durch eine Zusammenarbeit aller be-

teiligten Stellen beschleunigen lassen. Das beste Mittel hierzu erscheint mir der direkte Gedankenaustausch zwischen den Forschern aller Länder zu sein. Daß auch der V. Internationale Kongreß für Vererbungswissenschaft zu seinem Teile dazu beitragen möge, dieser Wissenschaft voran zu helfen, daß Ihre Arbeit, meine Damen und Herren, in diesem Sinne der gesamten Welt erfolgreich sein möge, das ist mein Wunsch für den weiteren Verlauf Ihrer Tagung.

Es folgt die Ansprache des Vertreters der Stadt Berlin, des Herrn Stadtmedizinalrates Prof. Dr. v. Drigalski:

Meine Damen und Herren!

Namens des Oberbürgermeisters und des Magistrats der Reichshauptstadt heiße ich die Teilnehmer dieser glänzenden Versammlung mit besonderer Freude und Genugtuung willkommen. Wir begrüßen Sie nicht nur als liebe Gäste, sondern insbesondere als die Vertreter einer Wissenschaft, deren Forschungen und Ergebnisse für mehr als einen Zweig unserer großen städtischen Verwaltung durchaus nicht nur von theoretischem Werte sind: Viele der ernstesten Forscher unter Ihnen nehmen nur eine menschliche Vitalrasse an, und dieses bisher noch nicht erschütterte Ergebnis der erbbiologischen Forschung ist wohl geeignet, den Gedanken der Schicksalsverbundenheit unter den verschiedenen Völkern der Erde zu verstärken und zu vertiefen. So dürfen wir Sie als Vertreter des großen Menschheitsgedankens mit Wärme grüßen. Vor allem aber freuen wir als Deutsche uns, wenn Männer und Frauen aus allen Teilen der Welt nach Deutschland kommen, welche sich die rückhaltlose Wahrheitsforschung, das Erkennen des Tatsächlichen ohne Bindung an Vorurteile oder überkommene, vielleicht irrige Überlieferungen, zur Lebensaufgabe gemacht haben. Nichts Besseres verlangen wir. Ich glaube, es hat keinen Zweck, vor einer großen Versammlung höchst ernsthafter Männer und Frauen aus fast allen Teilen der Erde so zu tun, als wenn nichts zwischen uns gelegen hätte und vielleicht noch läge. Das wäre wahren Forschungsgeistes nicht würdig. Sie werden in Berlin manches unvollkommen finden, wenn Sie Ihre Blicke kritisch schweifen lassen. Aber ich glaube, daß nur ganz wenige von Ihnen eine Vorstellung davon haben, in welchem Maße unser Volk bluten mußte, biologische und wirtschaftliche Kräfte verlor in den furchtbaren zehn Jahren einer schweren Kriegs- und Nachkriegszeit. Nur wer dies in Rechnung stellen kann, vermag zu beurteilen, ob wir

ein Volk mit ausreichenden Lebenswerten, also mit voller Lebensberechtigung sind, wenn er prüft, wie wir versucht haben, unseren Aufgaben für Volk und Staat nach der hinter uns liegenden schrecklichen Zeit gerecht zu werden. Wir Deutsche verlangen nichts anderes als Erkenntnis der Wahrheit und das Bekenntnis zu ihr. Sie aber wissen alle, wie schwer die Erforschung des Wahren auf allen Gebieten ist, und gerade Sie, die Sie sich mit der Erkenntnis der tiefsten Lebenserscheinungen beschäftigen, wissen am besten, wie leicht große Irrtümer möglich sind. Deshalb begrüßen wir Sie mit so großer Genugtuung, und wir wünschen nur, daß der Wahrheit eine Gasse auf allen Gebieten gebrochen werden möge, selbst auf dem politischen. Was dann etwa für unser Volk zu tragen bleibt, das haben wir zu tragen, und das werden wir tragen. Erwarten wir doch gerade von schonungsloser Erkenntnis der Wahrheit — und nur von ihr! — die wahre Befreiung!

Zu ernster Arbeit sind Sie hierher geeilt, zu einer Arbeit, die wohl geeignet ist, in zäher Arbeit allmählich das Antlitz der Erde umzugestalten und hoffentlich zu verschönen. So heißen wir Sie noch einmal willkommen in unserer Stadt, aufrichtig und von ganzem Herzen!

Als Vertreter der Universität Berlin spricht sodann Herr Prof. Dr. Kniep:

Meine Damen und Herren!

Im Namen der Friedrich-Wilhelms-Universität habe ich den ehrenvollen Auftrag, den V. Internationalen Kongreß für Vererbungs-wissenschaft herzlich zu begrüßen.

Unter den Wissenschaften, die auf der Hochschule gepflegt werden, gibt es wohl keine, die nicht in irgend einer Weise von den Problemen der Vererbungs-forschung berührt würde. Viele unter ihnen sind durch die fundamental wichtigen Ergebnisse der Genetik in ihrer Entwicklung entscheidend beeinflußt worden. So bedarf es keiner besonderen Betonung, daß die Universität in ihrer Gesamtheit an den Verhandlungen dieser Tagung regsten Anteil nimmt. Ganz besonders eng sind die Beziehungen unsrer Hochschule aber dadurch, daß die Universität Berlin einen der drei Wiederentdecker der Mendelschen Gesetze (der zu seinem schmerzlichen Bedauern an der Beteiligung verhindert ist) zu den ihren zählen darf.

Ganz abgesehen von der Fülle geistiger Anregung, die das reiche Programm des Kongresses zu geben verspricht, ist es an sich schon

ein in der Geschichte der gesamten Wissenschaft wohl einzig dastehendes Ereignis, daß eine Disziplin, die im jungfräulichen Alter von 27 Jahren steht, in so überaus stattlicher Zahl hervorragende Vertreter aus allen Ländern zu einem fünften internationalen Kongreß vereinen kann. So ist es der Universität eine besondere Freude, der Schauplatz dieser historisch bedeutungsvollen Tagung sein zu dürfen. Der genius loci der schmucklosen Räume, in denen Sie Ihre Arbeit leisten werden, wird Ihnen daher mit aller Sympathie entgegenkommen. Er hat schon viel von Vererbungsforschung gehört. Sollte ihn trotzdem ein etwas ungewohntes Gefühl beschleichen, so kann das nur daher kommen, daß ihm der Begriff einer selbständigen Vererbungswissenschaft noch nicht geläufig ist. Der Genotypus einer deutschen Hochschule ist bekanntlich ein sehr stabiles Gebilde, wenig zu Mutationen geneigt. Das hat gewiß seine guten Seiten. Die ernste Wissenschaft soll sich fern halten von Modeströmungen, die nur allzu oft phantastische Ausgestaltungen eines wenig soliden Ideengebäudes sind. Der vorliegende Fall liegt aber grundsätzlich anders. Die moderne Genetik hat ja einen scharfen Trennungsstrich gezogen unter die Forschungsperiode, die bis zum Ende des vorigen Jahrhunderts die herrschende war. Exakte Methoden sind an Stelle der Spekulation getreten, Ergebnisse sind erzielt worden von einer Präzision, wie sie dem Biologen der vergangenen Epoche nur als ein Traum vorschweben mochten.

So hoffen wir, daß die Universität Berlin bald in der Lage sein wird, diejenigen unter Ihnen, die der Weg wieder nach Deutschland führt — und wir möchten wünschen, daß das recht viele sein werden —, als ihre Gäste in einem eigenen genetischen Institut begrüßen zu können. Das Gen für dieses Institut und diese Professur ist vorhanden. Es hat sich aber noch nicht entfaltet. Wir wissen jedoch, daß es am guten Willen, diese Entfaltung zu bewirken, bei den beteiligten Stellen nicht fehlt, und wir schulden dem Kongreß Dank, weil wir überzeugt sind, daß er diesen Entfaltungsprozeß fördern wird.

Aber es ist nicht meine Aufgabe, egoistischen Gedanken nachzugehen. Ich habe Ihnen den herzlichsten Willkommensgruß der Berliner Professorenschaft zu übermitteln, die sich den warmen Wünschen, die Ihnen soeben von anderen Seiten entgegengebracht worden sind, von ganzem Herzen anschließt. Möge der Kongreß das Seine dazu beitragen, den großen Gedanken der Gegenwart und Zukunft zu dienen, die uns bewegen, als Förderer der Wissenschaft, als Vermittler der geistigen Beziehungen unter den Völkern und als Wohltäter der Menschheit!

Nachdem Prof. Baur den Rednern gedankt hat, erfolgt die Wahl des Präsidiums. Von den ursprünglich für das Präsidium in Aussicht Genommenen waren die Herren Blaringhem, Grégoire, Ikeno, Johannsen, de Vries und Wilson nicht erschienen. Es wird deshalb der Versammlung die folgende neue Liste für das Präsidium vorgelegt.

R. Blanco (Spanien)	V. Lathouwers (Belgien)
K. Bonnevie (Norwegen)	S. G. Nawaschin (Rußland)
M. Caullery (Frankreich)	H. Nilsson-Ehle (Schweden)
C. B. Davenport (U.S.A.)	R. C. Punnett (Großbritannien)
P. Enriques (Italien)	T. Tammes (Holland)
A. Ernst (Schweiz)	E. v. Tschermak-Seysenegg
S. Goto (Japan)	(Österreich)
R. v. Hertwig (Deutschland)	Ö. Winge (Dänemark)

Die vorgeschlagene Liste wurde einstimmig angenommen.

Die italienischen Teilnehmer hatten den Antrag gestellt, auch Italienisch als offizielle Kongreßsprache zuzulassen. Prof. Baur weist darauf hin, daß es kaum im Interessse der italienischen Kollegen sei, ihre Vorträge in italienischer Sprache zu halten, da ja doch nur ein sehr geringer Teil der Zuhörer imstande sei, einem Vortrag in dieser Sprache zu folgen. Gleichwohl empfiehlt er, den von den Italienern gestellten Antrag anzunehmen. Die Annahme erfolgt hierauf ohne Widerspruch.

Nach Erledigung einiger geschäftlicher Angelegenheiten übernimmt sodann der Moskauer Botaniker S. G. Nawaschin den Vorsitz, und dieser erteilt das Wort Hofrat Prof. R. v. Wettstein-Wien zu seinem Vortrag „Das Problem der Evolution und die moderne Vererbungslehre“. Der Vortrag ist in den Verhandlungen abgedruckt.

Um 12 Uhr schließt die Sitzung.

Erwähnt sei noch, daß die Reden der Eröffnungssitzung sowie der Vortrag Wettsteins von der „Deutschen Welle“ aufgenommen wurden, so daß auch Nichtteilnehmern am Kongreß die Möglichkeit gegeben war, dieser Sitzung im Rundfunk zu folgen.

Über den Verlauf der weiteren allgemeinen Sitzungen, die ebenso wie die Sektionssitzungen sämtlich in der Universität stattfanden, gibt das allgemeine Programm bereits hinreichend Aufschluß. Diskussionen fanden nicht statt im Anschluß an die allgemeinen Vorträge. Diese sind sämtlich in den folgenden Verhandlungen abgedruckt mit Ausnahme des Vortrages von Winkler, der seinen Vortrag in erweiterter Form als selbständige Veröffentlichung erscheinen lassen will.

Erwähnt sei schließlich noch, daß in der allgemeinen Sitzung am Dienstag die Antworten bekanntgegeben wurden, die die Herren Correns und Johannsen auf die an sie gerichteten Begrüßungstelegramme sandten. Geh.-Rat Correns antwortete:

„Herzlichen Dank und alle guten Wünsche für den Verlauf des Kongresses“,

während Prof. Johannsen drahtete:

„Tausend Danksagungen den tausend Begrüßern.“

Einige Tage später kam dann auch von Prof. de Vries die an Prof. Baur gerichtete briefliche Antwort, die ebenfalls bekanntgegeben wurde:

Hochgeehrter Herr Kollege!

Empfangen Sie meinen besten Dank für das Telegramm der tausend Teilnehmer am Kongresse. Es war mir nicht nur eine hohe Ehre, sondern auch eine ganz besondere Freude. Ich bedauere um so mehr, daß meine Gesundheit mir nicht erlaubt, selbst zu den Teilnehmern zu gehören.

Indem ich Ihnen den besten Erfolg dieses glänzenden Unternehmens wünsche, bitte ich Sie, gelegentlich den Teilnehmern meinen tiefgefühlten Dank übermitteln zu wollen.

Hochachtungsvoll und freundschaftlich

Ihr

Hugo de Vries.

Es wurde ferner der folgende telegraphische Glückwunsch bekannt gegeben: „Les meilleurs vœux pour le congrès. Université Ljubljana, Recteur Lukman.“



Oenothera beim Kongreß — Sitzend: J. A. Hoving, R. R. Gates, G. H. Shull,
O. Renner, N. Heribert-Nilsson. Stehend: F. Oehlkers, T. J. Stomps, E. Lehmann, R. E. Cleland, J. Schwemmler

Excentric-Foto phot.

Sektionssitzungen

Sektion I. Allgemeine Genetik

1. Sitzung

Montag, den 12. September, 14.15 Uhr.

Vorsitzender: R. v. Hertwig, München.

1. Brieger, F., Berlin-Dahlem: Über Artkreuzungen in der Gattung *Nicotiana*.
2. Clausen, R. E., Berkeley: Interspecific hybridization and the origin of species in *Nicotiana*.
3. Lenz, F., Herrsching: Ein weiterer mendelnder Artbastard: *Epicnaptera tremulifolia* \times *ilicifolia*. — Im Anschluß an den Vortrag von Lenz zeigte H. Federley, Helsingfors, einige Lichtbilder nach zytologischen Präparaten. Zur Diskussion sprach R. Goldschmidt, Berlin-Dahlem.
4. Skalinska, M., Warschau: Etudes sur la stérilité partielle des hybrides du genre *Aquilegia*.
5. White, O. E., University, Va. (U. S. A.): Mutation, adaption to temperature differences, and geographical distribution in plants.
6. Smirnow, E., Moskau: Mathematische Studien über individuelle und Kongregationenvariabilität.
7. Haldane, J. B. S., Merton-London: A mathematical theory of natural selection.

Schluß der Sitzung: 16.45 Uhr.

2. Sitzung

Dienstag, den 13. September, 14.20 Uhr.

Vorsitzende: Zunächst J. Sirks, Wageningen, später R. C. Punnett, Cambridge.

1. Renner, O., Jena: Über Koppelungswechsel bei *Oenothera*.

2. Stern, C., Berlin-Dahlem: Über Elimination von Autosomenteilen bei *Drosophila melanogaster*.
 3. Mohr, O. L., Oslo: Exaggeration and inhibition phenomena.
 4. Zeleny, Ch., Urbana: Non-inheritance of the temperature effect on bar-eye in *Drosophila melanogaster*.
 5. Plough, H. H., Amherst: Black suppressor — a sex linked gene in *Drosophila* causing apparent anomalies in crossing over in the second chromosome.
 6. Whiting, A. R., Salisbury (N. Car., U. S. A.): Genetic evidence for diploid males in *Habrobracon*.
 7. Whiting, P. W., Boston: The relation between gynandromorphism and mutation in *Habrobracon*.
 8. Huxley, J. S., London: Developmental rates and genetic factors in the eye-colour characters in *Gammarus chevreuxi*.
 9. Banta, A. M. and Th. R. Wood, Cold Spring Harbor: Inheritance in parthenogenesis and in sexual reproduction in *Cladocera*.
 10. Tschetwerikoff, S., Moskau: Über die genetische Beschaffenheit wilder Populationen.
- Schluß der Sitzung: 17.45 Uhr.

3. Sitzung

Mittwoch, den 14. September, 14.15 Uhr.

Vorsitzender: R. Chodat, Genf.

1. Mac Dowell, E. C., Cold Spring Harbor: Alcohol and sex ratio in mice. — Diskussion: Bluhm, Gumbel.
 2. Bluhm, A., Berlin-Dahlem: Einiges über Erbllichkeit und Umweltbedingtheit des Geburtsgewichtes und der zeitlichen postfetalen Organentwicklung; sowie über die Beziehungen zwischen beiden. (Nach Versuchen mit *Mus musc. alb.*)
 3. Hanson, F. B. and F. Heys, St. Louis: Alcohol and white rats.
 4. East, E. M., Boston: The genetics of trimorphism in *Lythrum salicaria*.
 5. Ernst, A., Zürich: Zur Genetik der Heterostylie.
 6. Lynch, C. J., New York: The inheritance of susceptibility to tar induced tumors in the lungs of mice.
 7. Lewitzky, G., Leningrad: Biometrisch-geographische Untersuchung der Heterostylie bei *Anchusa officinalis* L.
 8. Chodat, R., Genf: Les clones chez les algues inférieures.
- Schluß der Sitzung: 17.15 Uhr.

4. Sitzung

Sonnabend, den 17. September, 10.15 Uhr.

Vorsitzender: Ö. Winge, Kopenhagen.

1. Eyster, W. H., Lewisburg, Pa.: The mechanism of variegations.
2. Heribert-Nilsson, N., Landskrona: Sind die Prämissen des Morganismus stichhaltig?
3. Bernstein, F., Göttingen: Die Theorien des Crossing - over vom statistischen Standpunkt.
4. Diskussion zu den Vorträgen von H. J. Muller, H. Winkler, N. Heribert-Nilsson und F. Bernstein. — Es sprachen zur Diskussion: Muller, Stern, Heribert-Nilsson, Haldane, Philiptschenko, Huxley und Winkler.
5. Chodat, F., Genf: La mutation chez les champignons.
6. Shull, G. H., Princeton: A new gene mutation (mut. *bullata*) in *Oenothera Lamarckiana* and its linkage relations.
7. Stomps, Th. J., Amsterdam: Über die Mutationserscheinungen der *Oenothera biennis* L.
8. Banta, A. M. and Th. R. Wood, Cold Spring Harbor: A thermal race of Cladocera originating by mutation.

Schluß der Sitzung: 13.00 Uhr.

5. Sitzung

Sonnabend, den 17. September, 15.15 Uhr.

Vorsitzender: A. de Zulueta, Madrid.

1. Lilienfeld, F., Berlin-Dahlem: Über einen Fall nicht-mendelnder Vererbung.
2. Serebrovsky, A. S., Moskau: Versuch einer allgemeinen Nomenklatur des Genes.
3. Brinkmann, R., Göttingen: Statistisch-phylogenetische Untersuchungen an Ammoniten.
4. Przibram, H., Wien: Präinduzierte Kontraste.
5. Power, H. Darcy, Freiburg i. Br.: Heredity as applied to the cell.
6. Landau, E., Kowno: Die Unpacking-Theorie von W. Bateson.
7. Gaidukov, N., Minsk: Über die Konvergenzen.
8. Szabó, Z., Budapest: Zur Erklärung der exzessiven Variationskurven.
9. Weiß, P., Wien: Morphodynamische Feldtheorie und Genetik.
10. Zulueta, A. de, Madrid: Le polymorphisme des mâles chez l'hyménoptère *Trichogramma evanescens*.

Schluß der Sitzung: 18.10 Uhr.

Demonstration

(während der Dauer des ganzen Kongresses).

Lotsy, J. P. und W. A. Goddyn, Leiden: Demonstration einiger in Südafrika wildwachsender Pflanzenbastarde sowie dort vorkommender Kreuzungsprodukte verschiedener Menschenrassen. Ergebnisse einer Reise durch Südafrika 1925—1926.

Die folgenden für Sektion I angemeldeten Vorträge wurden wegen Zeitmangels nicht gehalten:

1. Andersson, I., Merton-London: The inheritance of variegation in some ferns.
2. Baur, E., Berlin-Dahlem: Faktormutationen bei *Antirrhinum*.
3. Hagedoorn, A. C. and A. L., Soesterberg: Some genetic Factors which influence litter size and sterility in domestic mice (*Mus musculus* and *Mus wagneri*).
4. Nachtsheim, H., Berlin-Dahlem: Lebensdauer der Spermien und genetische Konstitution bei *Drosophila*.
5. Schwarz, E., Berlin: Stadien der Artbildung.

In die Verhandlungen aufgenommen wurde noch der verspätet angemeldete Vortrag von

Růžicka, V., Prag: Über die Fortschritte in der Erforschung des Gens der Lebensdauer.

Sektion II. Genetik und Zytologie

1. Sitzung

Montag, den 12. September, 14.15 Uhr.

Vorsitzender: G. Tischler, Kiel.

1. Sax, K., Orono: Chromosome behavior in *Triticum* hybrids. — Diskussion: Tischler, Vavilov.
2. Huskins, C. L., Merton-London: Genetical and cytological studies of fatuoid oats and speltoid wheats.
3. Sapěhin, A. A. und L. A., Odessa: Hylogenetische Untersuchungen an Weizen. I.
4. East, E. M., Boston: Heredity in the genus *Fragaria* with special reference to the false hybrids of Millardet.
5. Tischler, G., Kiel: Über eigenartige Chromosomenbindung bei *Ribes Gordonianum* (*R. sanguineum* × *aureum*). — Diskussion: Darlington, Skalinska, Tischler.

6. Kobel, F., Wädenswil: Zytologische Untersuchungen an Kern- und Steinobstarten. — Diskussion: Stauffacher, Kobel.
Schluß der Sitzung: 16.30 Uhr.

2. Sitzung

Dienstag, den 13. September, 14.20 Uhr.

Vorsitzender: O. Rosenberg, Stockholm.

1. Vandel, A., Toulouse: La cytologie de la parthénogenèse géographique. — Diskussion: Seiler, Vandel.
2. Artom, C., Pavia: Il diploidismo e il tetraploidismo dell'*Artemia salina*. — Diskussion: Hartmann, Seiler, Artom.
3. Karpetschenko, G. D., Leningrad: Polyploide Bastarde *Raphanus sativus* L. \times *Brassica oleracea* L. — Diskussion: Huskins, F. v. Wettstein, M. S. Nawaschin, Karpetschenko.
4. Heilbronn, A., Münster: Über experimentell erzeugte Tetraploidie bei Farnen.
5. Blackburn, K. B., Newcastle-on-Tyne: Chromosome number in *Silene* and the neighbouring genera.
6. Gates, R. R., London: The relations of cytology to genetics in *Oenothera*.
7. Cleland, R. E., Baltimore: The genetics of *Oenothera* in relation to chromosome behavior, with special reference to certain hybrids. — Diskussion: Renner, Oehlkers, Shull, Gates, Cleland.
Schluß der Sitzung: 17.20 Uhr.

3. Sitzung

Mittwoch, den 14. September, 14.15 Uhr.

Vorsitzender: R. R. Gates, London.

1. Sweschnikowa, I., Moskau: Die Genese des Kerns im Genus *Vicia*.
2. Lewitzky, G., Leningrad: Zur systematischen Karyologie der Gattung *Festuca*.
3. Haase-Bessell, G., Dresden: Über Genombindungen. — Diskussion: Gates, Lewitsky, Huskins.
4. Bělař, K., Berlin-Dahlem: Über die Naturtreue des fixierten Präparates. — Diskussion: Gates.
5. Nawaschin, M. S., Moskau: „Amphiplastie“ — eine neue karyologische Erscheinung. — Diskussion: Gates.

6. Stauffacher, H., Frauenfeld: Die Chromosomen als Träger der Vererbungsmerkmale.
7. Vilmorin, R. de et M. P. G. Simonet, Verrières-le-Buisson: Recherches sur le nombre des chromosomes chez les Solanées.
— Diskussion: Gates.

Schluß der Sitzung: 17.10 Uhr.

Infolge Erkrankung bzw. Abwesenheit der Vortragenden fielen aus:

1. Hurst, C. C., Cambridge: Differential polyploidy in the genus *Rosa L.*
2. Levy, F., Berlin: Kernausschaltungen durch photodynamisch wirk-same Körper.
3. Lubimenko, V. N., Leningrad: Über die spektrokolorimetrische Me-thode bei der quantitativen Bestimmung der Pflanzenpigmente und ihren Gebrauch für hybridologische Analysen.
4. Malinowski, E., Warschau: The hypothesis of chromosome affinity.

Sektion III. Genetik der Kulturpflanzen

1. Sitzung

Montag, den 12. September, 14.15 Uhr.

Vorsitzender: H. Nilsson-Ehle, Svalöf.

1. Lindstrom, E. W., Ames: Linkage of size, shape and color genes in *Lycopersicum*.
2. Winton, D. de, Merton-London: Further linkage work in *Pisum sativum* and *Primula sinensis*. — Diskussion: Rasmusson.
3. Pellew, C., Merton-London: Further data on the genetics of „rogues“ among culinary peas (*Pisum sativum*).
4. Honing, J. A., Wageningen: Dominanzwechsel bei der Lichtkeimung.
— Diskussion: Nilsson-Ehle.

Schluß der Sitzung: 15.50 Uhr.

2. Sitzung

Dienstag, den 13. September, 14.15 Uhr.

Vorsitzender: H. Nilsson-Ehle, Svalöf.

1. Duckart, J., Marggrabowa: Ergebnisse neunjähriger Inzestzucht-versuche bei Roggen.
2. Philiptschenko, J., Leningrad: Über die Vererbung der quanti-tativen Merkmale beim Weizen.

3. Boeuf, F. et J. Lenoble, El Ariana (Tunisie): Influence probable de l'état hétérozygote sur la productivité du blé tendre. (Essais préliminaires.) — Diskussion: Przyborowski, Boeuf, Baur, v. Tschermak, Lathouwers.
4. Lathouwers, V., Gembloux: Etude de certaines variations speltoïdes apparues dans des lignées pures de Froment.
5. Percival, J., Reading: Hybrids of *Aegilops* sp. \times Wheats.
6. Tschermak-Seysenegg, E. v., Wien: Über seltene Getreide- und Rübenbastarde.
7. Bleier, H., Wien: Zytologische Untersuchungen an seltenen Getreide- und Rübenbastarden. — Diskussion: Vavilov, Percival, v. Tschermak.
8. Crépin, Ch., Dijon: Les fausses folles avoines; mutations ou hybrides? (verlesen von Méneret, Clermont-Ferrand). — Diskussion: Nilsson-Ehle, Huskins, Lathouwers.

Schluß der Sitzung: 17.15 Uhr.

3. Sitzung

Mittwoch, den 14. September, 14.15 Uhr.

Vorsitzender: H. Nilsson-Ehle, Svalöf.

1. Christiansen-Weniger, F., Breslau: Der anatomische Blattbau und der Entwicklungsrhythmus einiger Weizensorten und Untersuchungen über ihre Modifizierbarkeit.
2. Scheibe, A., Berlin-Dahlem: Eine Methode zur quantitativen Ermittlung des Entwicklungsverlaufes bei Getreidesorten. — Diskussion: Przyborowski, Scheibe.
3. Salaman, R. N., Barley (England): Abnormal segregation in families arising from the cross *Solanum utile* \times *Solanum tuberosum*.
4. Salaman, R. N., Barley (England): The inheritance of cropping in the potato. — Diskussion: Vavilov, Bernstein, Salaman.
5. Nilsson-Ehle, H., Svalöf: Die Spaltung der Ertragsfähigkeit und Kornglasigkeit beim Weizen nach Kreuzungen und die Frage ihrer gegenseitigen Unabhängigkeit. — Diskussion: Lathouwers, Nilsson-Ehle.
6. Baur, E., Berlin-Dahlem: Die Möglichkeit eines gesetzlichen Schutzes von Neuzüchtungen. — Diskussion: Fruwirth, v. Tschermak, Baur.

Schluß der Sitzung: 16.50 Uhr.

4. Sitzung

Sonnabend, den 17. September, 10.15 Uhr.

Vorsitzender: H. Nilsson-Ehle, Svalöf.

1. Gleisberg, W., Ketzin a. H.: Klonenauslese bei Obstunterlagen.
2. Tavčar, A., Zagreb: Beitrag zur Vererbung der Anzahl und Länge von Spaltöffnungen bei *Zea mays* L.
3. Konstantinoff, P., Krassny Kut: Über Vererbung und Variabilität bei Luzerne.
4. Macoun, W. T., Ottawa: The McIntosh Apple as a parent in breeding new varieties.
5. Jakuschkin, I., Woronesch (Rußland): Von ergänzenden Richtungen im Gebiete der Zuckerrübenzucht.

Schluß der Sitzung 11.45 Uhr.

Die folgenden für Sektion III angemeldeten Vorträge fielen infolge Zeitmangels aus:

1. Vilmorin, R. de et A. Meunissier, Verrières-le-Buisson: Note sur le pois "foposer" ou pois "de cire".
2. Lebedeff, A. F., Rostow: Vergleichende Untersuchungen über einige physiologische Prozesse bei albinotischem und grünem Mais.
3. Schneider, E., Kiew: Saatzüchtung und Saatzbauwesen im Rahmen der Zuckerindustrie der U. d. S. S. R.
4. Takezaki, Y., Kyoto: The inheritance of the ear-length and awn-length in barley, with special reference to their factor analysis and the determination of their qualifying value.

Die folgenden Vorträge waren zwar für Sektion III angemeldet, wurden aber infolge Abwesenheit der Vortragenden nicht gehalten:

1. Blaringhem, L., Paris: Hybrides rares de blés.
2. Chevalier, A., Paris: Espèces et formes spontanées de caféiers, théiers, cacaoyers; utilité de leur étude pour l'amélioration de l'agriculture tropicale.
3. Hansen, N. E., Brookings (S. Dak., U.S.A.): The relative value of homozygous and heterozygous parents in the breeding of the apple, plum, cherry, grape and other fruits.
4. Höstermann, G., Berlin-Dahlem: Herstellung von Klonen der Holzgewächse.

5. Malinowski, E., Warschau: A peculiar case of heterosis in *Phaseolus vulgaris*.
6. Meister, G. K., Saratow: Das Problem der Speziesbastardierung im Lichte der experimentellen Methode.
7. Miège, Em., Rabat (Marokko): Complexité de la descendance de deux hybrides intraspécifiques. Valeur génétique du groupe *Triticum inflatum* Vav.
8. Munerati, O., Rovigo (Italien): L'hérédité de l'albinisme en *Beta vulgaris* L.
9. Platschek, E., Saratow: Neue Selektionsarbeiten mit Sonnenblumen.
10. Savelli, R., Rovigo (Italien): Quelques observations sur la sexualité, sur la fécondation et sur l'hérédité en „Cucurbita“.
11. Stadler, L. J., Columbia: Die Variabilität der Koppelungswerte beim Mais.
12. Zaitzev, G. S., Taschkent: A contribution to the classification of the genus *Gossypium* L.

Sektion IV. Haustiergenetik

Mittwoch, den 14. September, 14.15 Uhr.

Vorsitzender: A. R. Walther, Hohenheim.

1. Bonnier, G., Stockholm: The production of right ovaries and right ovotestes as the result of early castration in the female chick.
2. Caridroit, F., Neuilly-sur-Seine: L'inversion expérimentale et autonome des caractères sexuels primaires de la poule domestique et la cytologie sexuelle. — Diskussion: Prawochenski.
3. Serebrovsky, A. S., Moskau: Beitrag zur genetischen Geographie des Haushuhns in U. S. S. R. — Diskussion: Prawochenski.
4. Dunn, L. C., Storrs: The effect of inbreeding and crossbreeding in fowls.
5. Bamber (Bisbee), R. C. and E. C. Herdman, Liverpool: The problem of the tortoiseshell male cat. — Diskussion: Wriedt, Bamber.
6. Pease, M. S., Cambridge (England): Yellow fat in rabbits, a linked character? — Diskussion: Prawochenski.
7. Hammond, J., Cambridge (England): Selection for meat production.
8. Kraemer, H., Gießen: „Mutationen“ in der Tierzucht.

9. Garkawy, O., Moskau: Die Grundlagen der Selektionsarbeit mit Milchvieh in einigen Gebieten der Russischen S. S. R.

Schluß der Sitzung: 18 Uhr.

Die folgenden für Sektion IV angemeldeten Vorträge fielen infolge Abwesenheit der Redner aus:

1. Cole, L. J., Madison: Hybridization studies with pigeons.
2. Richter, H., Dorpat: Die Relation zwischen den Vererbungs- und Milieu-Faktoren in der Tierzucht.

Sektion V. Vererbung beim Menschen

Montag, den 12. September, 14.15 Uhr.

Vorsitzende: K. Bonnevie, Oslo.

1. Verschuer, O. v., Tübingen: Die Variabilität des menschlichen Körpers an Hand von Wachstumsstudien an ein- und zweieiigen Zwillingen. — Diskussion: K. H. Bauer, Flügge.
2. Davenport, C. B., Cold Spring Harbor: Is the inheritance of twinning tendency from the father's side? — Diskussion: Bamber, Weinberg, Bonnevie, Gumbel, Curtius, Hammond, Davenport.
3. Weinberg, W., Stuttgart: Vererbung bei eineiigen Zwillingsgeburten des Menschen.
4. Snyder, L. H., Raleigh (N. Car., U. S. A.): The linkage relations of the blood groups. — Diskussion: Bernstein.
5. Koltzoff, N., Moskau: Über erbliche chemische Bestandteile des Blutes. — Diskussion: Hirschfeld, Bernstein, Furuhashi, Koltzoff.
6. Furuhashi, T., Kanazawa (Japan): On the heredity of the blood groups.
7. Curtius, F., Bonn: Die Vererbung der menschlichen Phlebektasien. — Diskussion: Czernitz, Curtius.

Schluß der Sitzung: 16.30 Uhr.

2. Sitzung

Dienstag, den 13. September, 14.15 Uhr.

Vorsitzende: K. Bonnevie, Oslo.

1. Bemmelen, J. F. van, Groningen: Die Vererbung der Haarform beim Menschen.

2. Czellitzer, A., Berlin: Die Vererbung der Kurzsichtigkeit (auf Grund einer 27-jährigen Sammelforschung).
3. Gates, R. R., London: Inter-racial inheritance in man.
4. Hanhart, E., Zürich: Über die Vererbung der Disposition zu Idiosynkrasien und deren Begleiterscheinungen. (Mit Demonstrationen.)
5. Mjöen, J. A., Oslo: Die Bedeutung der Kollateralen für den Begabungsgrad der Kinder.
6. Enriques, P., Padua: Le diverse forme di eredità „legato col sesso“ nella specie umana, e la loro spiegazione.
7. Hirschfeld, M., Berlin: Erberfahrungen auf dem Gebiete der Intersexualität.
8. Bernstein, F., Göttingen: Über mendelistische Anthropologie.
9. Weinberg, W., Stuttgart: Zur Vererbungsmathematik.
10. Swoboda, H., Wien: Die Geschlechtsvererbung beim Menschen.
11. Swoboda, H., Wien: Abweichungen vom Mendelgesetz bei der Vererbung von Geisteskrankheiten. — Diskussion: K. H. Bauer, Weinberg.

Schluß der Sitzung: 17.30 Uhr.

Nicht gehalten wurde der für Sektion V angekündigte Vortrag von Henckel, Freiburg i. B.: Über die Konstanz der Rassenmerkmale.

Sektion VI. Eugenik

Mittwoch, den 14. September, 14.15 Uhr.

Vorsitzender: C. B. Davenport, Cold Spring Harbor.

1. Lécaillon, A., Toulouse: Point de vue génétique sur la virginité, la maternité nécessaire, la déssexualisation des anormaux et l'établissement de certificats pré-nuptiaux. — Diskussion: Scheurmann.
2. Flügge, L., Berlin-Charlottenburg: Die natürliche Auslese bei der Ausbreitung von Familienstämmen und Menschentypen.
3. Thomsen, A., Münster i. W.: Die Bildung von Völkerkeimen zur Erhaltung und Mehrung wertvoller Erbanlagen. — Diskussion: Flügge, Rodenwaldt, Thomsen.
4. Lidbetter, E. J., London: Heredity in pauper families. — Diskussion: Czellitzer.

5. Gun, W. T. J., Kensington-London: Hereditary ability in notable families. — Diskussion: Flügge, Power, Gun.

Schluß der Sitzung: 17.45 Uhr.

Nicht gehalten wurden die folgenden für Sektion VI angemeldeten Vorträge:

1. Anderson, W. S., Lexington: The eugenic and cacogenetic effect of fertile and infertile land on five generations of a family of pioneers.
2. Castrilli, V., Bari: Die Säuglingssterblichkeit in Bari (Italien).
3. Loewenstein, G., Berlin-Lichtenberg: Das Bewahrungsproblem und die Vererbungswissenschaft.
4. Loewenstein, G., Berlin-Lichtenberg: Die bisherigen für die Vererbungswissenschaft in Frage kommenden Ergebnisse einer Berliner kommunalen Eheberatungsstelle.

Geschäftssitzung

Sonnabend, den 17. September, 9.30 Uhr.

Vorsitzender: E. Baur, Berlin-Dahlem.

Am Tage zuvor hatte das Kongreßpräsidium bereits eine Besprechung betreffend die Zusammensetzung des permanenten Ausschusses für die Vorbereitung des nächsten Kongresses und betreffend Zeit und Ort dieses Kongresses. Das Präsidium beschloß, der Versammlung die folgenden Vorschläge zu unterbreiten:

1. Falls seitens der Vereinigten Staaten von Amerika eine Einladung dazu ergeht, findet der nächste Kongreß im Jahre 1932 in den U. S. A. statt, und zwar wird als Tagungsort Ithaca vorgeschlagen. Als günstigster Zeitpunkt erscheint die zweite August- oder die erste Septemberhälfte.
2. Was die Zusammensetzung des permanenten Ausschusses zur Vorbereitung des nächsten Kongresses anbetrifft, so erscheint es dem Präsidium im Hinblick auf die Entwicklung der Genetik zweckmäßig, den in Paris gewählten Ausschuß von 9 Mitgliedern zu erweitern, ohne daß es freilich möglich wäre, alle Staaten darin vertreten sein zu lassen. Statt 9 werden die folgenden 15 Mitglieder vorgeschlagen:

Vereinigte Staaten von Amerika: T. H. Morgan, New York,

Vorsitzender. — C. B. Davenport, Cold Spring Harbor.

Belgien: V. Lathouwers, Gembloux.

Dänemark: W. Johannsen, Kopenhagen.

Deutschland: E. Baur, Berlin-Dahlem.

Frankreich: L. Blaringhem, Paris.

Großbritannien: R. C. Punnett, Cambridge.

Holland: J. P. Lotsy, Velp.

Italien: P. Enriques, Padua.

Japan: S. Ikeno, Tokyo.

Norwegen: K. Bonnevie, Oslo.

Österreich: E. v. Tschermak-Seysenegg, Wien.

Rußland: N. Koltzoff, Moskau.

Schweden: H. Nilsson-Ehle, Svalöf.

Schweiz: A. Ernst, Zürich.

Beide Vorschläge werden von der Versammlung einstimmig angenommen.

Um den Veranstaltern der künftigen Kongresse einige Fingerzeige zu geben, wurde weiterhin seitens des Präsidiums die Anregung gegeben, die Geschäftsleitung dieses Kongresses möge ein Memorandum ausarbeiten, in dem kurz dargelegt wird, was gut und was schlecht war bei der Berliner Tagung. Auch dieser Vorschlag wird einstimmig angenommen. Das Memorandum ist im Anschluß an die Kongreßverhandlungen abgedruckt.

Schluß der Sitzung: 10 Uhr.

Besichtigung der Institute in Dahlem

Am Donnerstag, den 15. September ab 14 Uhr fand die Besichtigung der Dahlemer Institute statt, die vererbungswissenschaftlichen Studien dienen, des Kaiser Wilhelm-Instituts für Biologie, des Instituts für Vererbungsforschung der Landwirtschaftlichen Hochschule sowie der Biologischen Reichsanstalt für Land- und Forstwirtschaft.

Kaiser Wilhelm-Institut für Biologie

1. C. Correns: Führung durch die Versuchsgärten und Gewächshäuser.
Da Geh.-Rat Correns leider infolge Erkrankung an der Teilnahme am Kongreß verhindert war, übernahm Herr Schratz die Führung.
2. R. Goldschmidt: Demonstration von Material und Präparaten über Intersexualität und Erblichkeitsstudien an Schmetterlingen.
3. O. Mangold und Mitarbeiter: Photos und Apparate zu entwicklungsmechanischen Experimenten.
4. F. Brieger: Zytologische Präparate und Material von *Nicotiana*-Artbastarden.
5. M. Hartmann: Kulturen von Protisten und Algen.
6. K. Bělař: Zytologische Präparate und Mikrophotographien.
7. R. Goldschmidt und Mitarbeiter: Zytologische Präparate.
8. C. Stern: Präparate zur Zytologie von *Drosophila*.

Institut für Vererbungsforschung

- I. Besichtigung des Institutsgebäudes.
 1. Vorführung von botanischem und zoologischem Demonstrationmaterial.
 2. Aquarium (Fischkreuzungen).



Welt-Photo-Bericht phot.

Vorführung von Antirrhinum-Mutanten durch Professor Baur im Institut für Vererbungsforschung

II. Besichtigung des Freilandes, der Gewächshäuser und Stallungen.

Botanische Arbeiten (E. Baur, E. Schiemann, E. Stein).

1. *Antirrhinum*-Freilandkulturen.

2. Baumanlagen (Obst, Mutanten, Pfropfbastarde).

3. Gräser (landwirtschaftliche Versuche).

4. Versuche in den Gewächshäusern (*Antirrhinum*, infektiöse Chlo-
rosen, Begonien-Spezieskreuzungen, Radiomorphosen).

Zoologische Arbeiten (H. Nachtsheim, P. Hertwig, E. Horn)

1. Vererbungsversuche mit Kaninchen.

2. Kreuzungs- und Selektionsversuche mit Ratten und Mäusen.

3. Vererbungsversuche mit Hühnern.

4. Schweinekreuzungen.

5. Bienenhaus.

Biologische Reichsanstalt für Land- und Forstwirtschaft

1. Einleitender Vortrag des Direktors O. Appel über den Aufbau der
Reichsanstalt, ihre Aufgaben und ihre Tätigkeit.2. Besichtigung der pflanzenpathologischen und zoologischen Samm-
lungen.3. Vorführung von Ascomyzeten-Züchtungen im Laboratorium für Myko-
logie (Vorsteher: Wollenweber).4. Besuch der Pflanzenschutzmittel-Prüfstelle; kurzer Vortrag über den
Zweck, die Art und das Ziel der Tätigkeit (Vorsteher: Riehm).5. Besichtigung des Laboratoriums für angewandte Vererbungslehre
(Vorsteher: K. O. Müller) und Vorführung vona) Kartoffelzuchten zur Erbanalyse der Widerstandsfähigkeit gegen-
über Krautfäule, Kartoffelkrebs und Abbaukrankheiten;b) Selektionsverfahren auf *Phytophthora*-Resistenz;c) anormalen Abspaltungen bei Selbstungen und Kreuzungen von
Kartoffeln;

d) Pfropfversuchen mit Kartoffeln.

6. Vorweisung von Insekten-Massenzuchten im Laboratorium für phy-
siologische Zoologie (Vorsteher: A. Hase); kurze Darlegung der tech-
nischen Verfahren dieser Züchtungen.7. Besuch des Laboratoriums für allgemeine Sortenkunde (Vorsteher:
K. Snell) und Vorführung des Kartoffelsortenarchivs und des Kar-
toffelsortenregisters sowie der Anfänge eines Getreidesortenarchivs.

Kaiser Wilhelm-Institut für Anthropologie, menschliche Erblehre und Eugenik

Am gleichen Nachmittage fand die feierliche Eröffnung des neuen Kaiser Wilhelm-Institutes für Anthropologie, menschliche Erblehre und Eugenik statt, zu der die Kaiser Wilhelm-Gesellschaft eine Anzahl Kongreßteilnehmer geladen hatte. Exzellenz von Harnack, der Präsident der Kaiser Wilhelm-Gesellschaft zur Förderung der Wissenschaften, eröffnete die Feier mit einer kurzen Ansprache und überreichte sodann den Schlüssel des neuen Institutes seinem Direktor, Professor Eugen Fischer, bisher in Freiburg i. Br. Dieser entwickelte hierauf sein Programm. Das neue Institut wird sich in drei Abteilungen gliedern, die bereits in seinem Namen zum Ausdruck kommen. Die rein anthropologische Abteilung wird von Fischer selbst geleitet, die Abteilung für menschliche Erblehre ist Frh. Dr. O. von Verschuer unterstellt, während Dr. H. Muckermann Vorsteher der Abteilung für Eugenik ist.

Kultusminister Becker überbrachte die Grüße der Preußischen Staatsregierung und der Reichsregierung, Ministerialdirektor Krohne die besten Wünsche der Preußischen Medizinalverwaltung und der Deutschen Gesellschaft für Rassenhygiene. Die Glückwünsche der ausländischen Anthropologie und Eugenik übermittelten Professor Schlaginhaufen, Zürich und Professor Davenport, Cold Spring Harbor. Daß das Institut während des V. Internationalen Kongresses für Vererbungswissenschaft eröffnet werden konnte, möge, so sagte Exzellenz von Harnack im Schlußwort, ein besonders gutes Vorzeichen für seine internationale Forschungstätigkeit sein.

An die Feier schloß sich ein Rundgang durch das neue Institut.

Gesellschaftliche Veranstaltungen

Die wissenschaftlichen Sitzungen wurden umrahmt von gesellschaftlichen Veranstaltungen der verschiedensten Art. Eröffnet wurden diese am Sonntag, den 11. September nachmittags mit einer Führung durch den Zoologischen Garten, die freundlicherweise der Direktorialassistent des Gartens, Herr Dr. L. Heck, übernommen hatte. Auch während des Kongresses fand nochmals eine Führung für die spezieller Interessierten statt. Die Direktion des Zoologischen Gartens zeigte weiterhin dadurch besonderes Entgegenkommen, daß sie allen Teilnehmern während der ganzen Dauer des Kongresses freien Eintritt in den Garten und das Aquarium gewährte. Der Direktion des Gartens sei auch hier nochmals der Dank der Kongreßleitung ausgesprochen.

Einen vielversprechenden Auftakt zum Kongreß bildete der „Begrüßungsabend“ im Restaurant des Zoologischen Gartens am Sonntagabend im Anschluß an die Führung. Waren auch noch nicht alle Teilnehmer in Berlin eingetroffen, so versammelte sich doch bereits eine stattliche Zahl in der „Roten Veranda“. Es war ein durchaus internationales Bild, die verschiedensten Sprachen schwirrten durcheinander, und allenthalben herrschte beste Stimmung. Alte Bekanntschaften wurden erneuert, viele Kollegen lernte man kennen, und manch einem konnte man die Hand schütteln, den man zwar persönlich nie gesehen hatte, der einem aber aus Literatur und Briefwechsel ein alter Bekannter war.

Am Montag nachmittag hatten der Reichsminister des Innern, Herr Dr. von Keudell und Frau von Keudell die Kongreßteilnehmer zum 5-Uhr-Tee in den Kaisersaal des Restaurants „Zoologischer Garten“ eingeladen. In den geschmackvoll und behaglich hergerichteten Räumen bot sich für die Kongreßteilnehmer Gelegenheit, anregenden und fördernden Gedankenaustausch miteinander zu pflegen. Der Herr Minister und Frau von Keudell zeigten besonderes Interesse für die Fragen, die während der Kongreßwoche zur Diskussion standen.

Einige Reichs- und Staatsministerien luden am Dienstag bzw. Mittwoch eine begrenzte Zahl von Teilnehmern zum Frühstück ein. Der Herr Reichskanzler empfing das Präsidium des Kongresses, der Herr Reichsernährungsminister die Pflanzenzüchter. Die Tierzüchter unter den Kongreßteilnehmern waren beim Herrn Landwirtschaftsminister eingeladen, die Mediziner und Eugeniker beim Herrn Wohlfahrtsminister, während der Herr Kultusminister eine Anzahl in- und ausländischer Hochschullehrer zu Gast hatte. Schließlich gab noch am Donnerstag das Auswärtige Amt einen Bierabend, zu dem der Gesandte Freytag eine Anzahl Kongreßteilnehmer gebeten hatte.

Ihren Höhepunkt erreichten die gesellschaftlichen Veranstaltungen mit der Einladung der Stadt Berlin. Am Dienstag abend hatten Magistrat und Stadtverordnete die Kongreßteilnehmer zum Abendessen in die Stadthalle des Rathauses geladen. Der mit Hunderten von Kerzen erleuchtete und mit den Farben aller beim Kongreß vertretenen Nationen geschmückte Saal bot ein überaus festliches und stimmungsvolles Bild. Namens der Stadt Berlin begrüßte Oberbürgermeister Böß die Gäste mit folgender Ansprache:

Meine verehrten Damen und Herren!

Mit besonderer Freude und Genugtuung begrüßt die Stadt Berlin die Vertreter und Vertreterinnen des Internationalen Vererbungskongresses in dieser ihrer Halle. Es liegt in der Natur der Dinge, daß eine Weltstadt wie die unsere zur Vererbungswissenschaft, ohne daß sie sich dessen im einzelnen stets bewußt zu sein braucht, in naher innerer Berührung steht. Nicht nur, daß wir angewiesen sind, in großem Umfange auf die Ergebnisse der Landwirtschaft und der Gartenwirtschaft, nicht nur, daß wir selbst als Stadtverwaltung große Güter und Gärtnereien besitzen, daß wir Saatzuchtanstalten unterhalten, durch die wir die Gesetze der Vererbung selbst verfolgen und ihnen praktische Folge zu geben versuchen. Wir haben außerdem in unserer Stadt für die Menschenzucht unsere besonderen Aufgaben, und diese Aufgaben sind nach dem großen Kriege selbstverständlich von großer Tiefe und von weitem Ausmaß geworden. Man pflegt zu sagen, meine Damen und Herren, daß eine öffentliche Verwaltung besonders in großer Not sei und nicht auf allzu ferne Zeit hinaus arbeiten darf, daß sie vielmehr mit Rücksicht auf die Beschränkung der Mittel darauf angewiesen ist für das Nächstliegende zu sorgen und die Lasten ihrer Bevölkerung auf eine möglichst lange Zeit hinaus zu verteilen. Wir aber haben in Berlin — und es ist nicht anders in

andern deutschen Städten und Gemeinwesen — bemerkt, daß wir darauf angewiesen sind, nicht nur aus Gründen der Rassenhygiene, nicht nur aus Gründen der Aufzucht unserer Menschheit, sondern rein aus wirtschaftlichem Interesse heraus, dafür zu sorgen, daß wir in nicht allzu starkem Umfange Krankenhäuser und Pflegeanstalten unterhalten müssen, daß wir vielmehr vorausschauend unsere Menschen so behandeln müssen, daß sie möglichst wenig unseren öffentlichen Anstalten zugeführt zu werden brauchen. Und da ist es gleich, ob wir uns um die Zarten und um die Jüngsten in unserer Stadt bemühen, oder um die heranwachsende Jugend, oder um das kräftige Mannesalter, oder aber um die ganz Alten. Es ist auch in diesem Zusammenhange nicht unwesentlich, an diejenigen zu denken, die geistig geschädigt oder angeschlagen in irgend einer geistigen oder körperlichen Beziehung sind. Alle diese Menschen in dem Umfange, in dem es durchführbar ist, der Allgemeinheit nutzbar zu machen, ist auch eine große Aufgabe der Selbstverwaltung in Deutschland und in anderen Ländern.

Daher beobachten wir Ihre Arbeiten, meine Damen und Herren, mit der größten Achtung und mit dem größten Interesse, denn auch wir haben Spezialisten, die jeder einzelne unseren Verwaltungen die Ergebnisse Ihrer Arbeit zur praktischen Ausnutzung zuzuführen haben. Deshalb sind wir glücklich, Vertreter der Vererbungswissenschaft aus allen Ländern der Welt heute hier sehen zu dürfen. Es erfüllt uns mit besonderem Stolz, daß ein Deutscher, ein Deutsch-Österreicher es gewesen ist, Gregor Mendel, einer, der zu uns besonders gehört, welcher die wunderbarsten, klarsten Gesetze der Vererbung entdeckt hat. Meine Damen und Herren! Unsere Stadt enthält wie alle Weltstädte Probleme der verschiedensten Art. Mit der praktischen Kenntnis, mit der praktischen Arbeit allein werden wir sie niemals lösen. Die Völker der Erde haben sich heute längst darauf eingestellt, nur auf wissenschaftlicher Grundlage im Zusammenhang mit der praktischen Erkenntnis vorwärts zu arbeiten, und so erblicke ich in dem Kongreß der Vererbungswissenschaft auch eine Veranstaltung, auch eine Organisation für die Völkerentwicklung und den Völkerfrieden. Es mag ein geistiger Völkerbund sein, der hier in Berlin zusammengetreten ist, dessen Arbeiten der gesamten Welt zu Nutze kommen werden, dessen einzelne Persönlichkeiten unsere herzlichste Achtung und Verehrung verdienen.

Meine Damen und Herren vom Kongreß für Vererbungswissenschaft! Seien Sie uns herzlich willkommen, verbringen Sie erfolgreiche und auch

fröhliche Tage in unserer Stadt und gedenken Sie unserer in Ihrem Lande häufig.

Die Berliner darf ich bitten, mit mir auf das Wohl unserer Gäste anzustoßen.

Den Dank des Kongresses übermittelte als erster Hofrat von Wettstein:

Meine Damen und Herren!

Im Namen der auswärtigen Teilnehmer an diesem Kongresse sei es mir gestattet, mit einigen Worten die freundliche Ansprache des Herrn Oberbürgermeisters zu erwidern. Es ist vor allem das Gefühl des Dankes, dem ich Ausdruck verleihen möchte, des Dankes für die warme und gastfreundliche Aufnahme, die wir hier in Berlin überhaupt gefunden haben, des Dankes für diesen schönen Abend, den uns die Berliner Stadtvertretung bereitet hat und endlich des Dankes für die freundlichen Worte, mit denen wir begrüßt wurden. Aus diesen Worten haben wir nicht nur die Anerkennung der großen praktischen Bedeutung unserer Wissenschaft herausgehört, sondern auch die Anerkennung unserer Wissenschaft als solcher. Diese hat uns nicht überrascht, denn wo ist in allen Zeiten die Bedeutung der Wissenschaft mehr anerkannt worden als hier in Ihrem Deutschland, wo hat man die Männer der Wissenschaft mehr geschätzt als hier und ihnen freudig die Möglichkeit der wissenschaftlichen Arbeit geboten? Wir wissen, daß hier stets die Wahrheit der Sätze anerkannt wurde: Wissen ist Macht, Wissen gibt Freiheit, und Wissen ist die Voraussetzung jedes geistigen und wirtschaftlichen Fortschrittes!

Wir sind aus allen Kulturländern der Erde hierher gekommen, wohl wissend, daß das Deutschland von heute nicht mehr das Deutschland früherer Zeiten ist, daß dieses Reich unter Kriegszeit und Nachkriegszeit unendlich gelitten hat, und mit Bewunderung haben wir gesehen, wie dieses Reich instande war, gerade seine wissenschaftlichen Einrichtungen nicht nur auf der alten Höhe zu erhalten, sondern unter gewiß großen Opfern den Anforderungen der Zeit entsprechend auszugestalten und zu vervollkommen. Damit hat das Reich nicht nur seine Bewohner, sondern die ganze Welt zu Dank verpflichtet.

Und das, was ich über das Deutsche Reich und über die Wissenschaft sagte, das gilt vor allem für diese Großstadt mit ihrem ganzen geistigen und wirtschaftlichen Leben. Wir sind nicht hierher gekommen als Reisende, die bei einem kurzen Aufenthalt sich von Äußerlichkeiten

und dem Glanze des großstädtischen Lebens überhaupt blenden lassen. Wir sind hierher gekommen als Menschen, die gewohnt sind, den Dingen etwas auf den Grund zu sehen. Und wenn wir mit solchen Augen diese Stadt betrachten, so sehen wir mit Staunen, wie sie in ungeahnter Weise aus Not und Bedrängnis sich auf allen Gebieten wieder emporhebt. Und das Geheimnis, das diesen neuen Aufschwung bewirkt, ist, daß in allen Kreisen dieser Stadt die Überzeugung besteht, daß nur durch Arbeit, unablässige und ernsteste Arbeit, Zeiten der Trübsal und der Not überwunden werden können. Man hat oft die Großstädte Europas verglichen, und die Vorteile der einzelnen festzuhalten versucht: von Berlin läßt sich mit Recht sagen, sie sei die ernsteste und arbeitsfreudigste Stadt. Wenn wir in wenigen Tagen diese Stadt verlassen, so wird es nicht nur mit dem Gefühle aufrichtiger Dankbarkeit geschehen, sondern auch mit dem aufrichtigen Wunsche, es möge dieser Stadt und diesem Reiche eine herrliche Zukunft bleiben, es möge Deutschland eine Weltstellung auf allen Gebieten des geistigen Lebens und vor allem auf dem Gebiete der Wissenschaft gewahrt bleiben. In diesem Sinne bitte ich Sie, mit mir Ihr Glas zu erheben, und mit mir in den Ruf einzustimmen: Hoch Deutschland!

Dieser Ansprache folgte die Rede von Prof. Enriques:

Onorevole Signor Borgomastro, Signore e Signori!

In mezzo alle meravigliose accoglienze che la città di Berlino ci ha preparate, io porto a Voi il mio saluto augurale. Siamo qui convenuti da tutti i paesi del mondo civile e da tutti i campi della biologia, riuniti verso una dottrina che è divenuta una scienza nuova, la genetica, rapidamente cresciuta in pochissimi anni. Siamo qui botanici, abituati a coltivare migliaia e migliaia di pianticine per seguire il destino di caratteri talora minimi, ma pur importantissimi per i problemi generali; zoologi, che hanno moltiplicato i loro stabulari di vronte alle difficoltà pratiche delle nuove ricerche; citologi che hanno affinato i loro strumenti ed i loro occhi; uomini di scienza pura ed applicata; tutti qui convenuti, per la prima volta in sì grandi forze, e Voi ben potete esserne fieri ed orgogliosi; siamo anche studiosi dell'eredità nell'uomo, e delle sue conseguenze eugeniche. Nella nostra specie mancano quei mezzi di sperimentazione che abbiamo negli animali e nelle piante, giacchè non è possibile combinare migliaia di matrimoni pel solo scopo di esaminare il comportamento ereditario del colore degli occhi, o delle malattie costituzionali. Ma troviamo il compenso nei fenomeni spontanei, che

ci è dato osservare e riunire colla valutazione statistica. Noi abbiamo bisogno non solo di studiare l'incrocio tra forme vicine, bensì anche tra forme diverse, tra razze diverse e lontane. E troviamo abbondante materiale di studio nelle famiglie umane, nelle unioni che spontaneamente avvengono anche tra popoli diversi per l'amore, che sorpassa i confini. Per questo la nostra scienza è una scienza di pace, e questo grande congresso può essere preso come un simbolo di pace universale; con questo augurio, e coi sensi della più grata riconoscenza di noi tutti, io alzo il bicchiere e bevo alla Vostra salute, onorevole Borgomastro, ed alla città di Berlino!

Die Ansprachen wurden von Herrn Studienrat Müller bzw. Frl. Studienrat Lenz ins Englische und Französische bzw. Deutsche übersetzt.

Am Mittwoch abend fanden Festvorstellungen in einigen Berliner Theatern statt, zu denen Staat und Stadt die Plätze zur Verfügung gestellt hatten. In der Staatsoper wurde „Tristan und Isolde“ gegeben, in der Städtischen Oper die „Walküre“ und im Staatlichen Schauspielhaus „Maß für Maß“. Da die Beteiligung am Kongreß die Erwartungen so weit übertraf, reichte zwar die Zahl der Plätze nicht für alle Teilnehmer aus, aber es konnten doch wenigstens die Wünsche der Nicht-Berliner Teilnehmer bei der Verteilung der Plätze erfüllt werden.

Der Freitag nachmittag war ganz für eine gesellschaftliche Veranstaltung freigehalten, für einen gemeinsamen Ausflug der Kongreßteilnehmer nach Potsdam, der von dem Mitteleuropäischen Reisebureau zu allgemeiner Zufriedenheit vorbereitet und durchgeführt wurde. Um 2 Uhr nachmittags ging es in 15 großen Gesellschaftsautos von der Universität durch die Stadt Berlin und ihre westlichen Vororte nach Wannsee. Es war uns für diesen Tag besonders gutes Wetter beschieden, und so wurde die Autofahrt nach so vielen wissenschaftlichen Sitzungen von allen als besonderer Genuß empfunden, nicht weniger die anschließende Dampferfahrt von Wannsee nach Potsdam, die den auswärtigen Teilnehmern einige der Schönheiten der Berliner Umgebung vor Augen führte. In Potsdam erwarteten uns wieder die Autos, die uns in kurzer Fahrt nach Sanssouci brachten. Eine kurze Stunde wenigstens konnten wir hier an historischer Stätte, im Park von Sanssouci, weilen. Nachdem man sich im Restaurant „Zur historischen Mühle“ an Kaffee und Kuchen gestärkt hatte, wurde um 6 Uhr wieder mit den Autos die Rückfahrt nach Berlin angetreten.

Als Beweis für den guten Verlauf des Kongresses darf man wohl die Tatsache anführen, daß trotz einer so langen Reihe wissenschaftlicher und gesellschaftlicher Veranstaltungen bei dem Schlußdiner am Sonnabend abend noch $\frac{2}{3}$ der Kongreßteilnehmer anwesend waren. Der Kaisersaal bot wiederum dasselbe buntbewegte Bild wie am Anfang der Woche. nur fand man sich nach 8 Tagen gemeinsamer Arbeit ungezwungener zu Gruppen zusammen. Zu unserer Freude war auch der allerseits hochverehrte Senior des Kongresses, Geheimrat von Hertwig, noch unter den Gästen, der in bewundernswerter Frische in warmen Worten die Festversammlung begrüßte:

Hochverehrte Anwesende!

Im Namen unseres Vorstandes habe ich Sie bei der frohen Feier, die heute Abend unseren Kongreß beschließt, freundlichst zu begrüßen. Es ist mir eine besondere Freude, diese Begrüßung auch an den preußischen Kultusminister, Herrn Dr. Becker, richten zu können, der bisher durch die Pflichten seines Amtes verhindert war, an unserer Tagung teilzunehmen und heute unter uns erschienen ist.

Mit vollster Befriedigung können wir auf den Verlauf des Kongresses zurückblicken. Er war überreich an Vorträgen, die uns mit neuen und wichtigen wissenschaftlichen Errungenschaften bekannt gemacht haben. Noch höher schätze ich den Gewinn, der aus dem privaten Ideenaustausch der Kongreßteilnehmer erwachsen ist. Alte, durch die Ungunst der Zeiten unterbrochene Freundschaften konnten dabei erneuert, neue angeknüpft werden.

Diesen glänzenden Erfolg des Kongresses verdanken wir in erster Linie seiner vorzüglichen Organisation, welche eine freie Entfaltung der in ihm schlummernden Kräfte ermöglichte. Mit herzlicher Dankbarkeit erinnern wir uns ferner der hochherzigen Gastfreundschaft, mit der wir von der Stadt Berlin und allen staatlichen Behörden aufgenommen worden sind. Zu diesen günstigen äußeren Bedingungen gesellte sich das, was ich die innere Struktur des Kongresses, seine genotypische Beschaffenheit, nennen möchte. Aus allen Teilen der Welt haben sich berufene Vertreter der Vererbungswissenschaft zu gemeinsamer Tätigkeit zusammengefunden, getragen von der einen großen Idee, nach besten Kräften unsere für das Wohl der Menschheit so bedeutungsvolle Wissenschaft zu fördern.

In den letzten Jahren sind wir daran gewöhnt worden, schöne Reden über Völkerfrieden und Völkerversöhnung zu hören. Wir Teil-



Welt-Photo-Bericht phot.

Sanssouci

nehmer des Kongresses haben praktische Versöhnungspolitik getrieben; wir haben überall die Interessengemeinschaft in den Vordergrund gestellt, ohne davon großes Aufsehen zu machen. Heute aber zum Schluß unseres Kongresses wollen wir diesen Gedanken der Interessengemeinschaft aller Völker laut zum Ausdruck bringen.

Ich stehe hier als ein Angehöriger der deutschen Kongreßteilnehmer und wende mich an Sie, verehrte und liebe Kollegen, die Sie aus außerdeutschen Ländern zu uns gekommen sind. Lassen Sie mich mit einem Wunsch und einem Dank schließen. Unser innigster Wunsch ist, es möge die Wissenschaft in aller Zukunft rein gehalten werden von dem vergiftenden Hauch, der von der politischen Entzweiung der Völker ausgeht. In aller Zukunft wollen wir uns um die Fahne der Wissenschaft scharen als ein Symbol der Völkerverbrüderung.

Und nun unser Dank! Wir danken Ihnen, daß Sie die Gefühle aufrichtiger Freundschaft, die wir für Sie hegen, in gleicher Weise erwidert und durch Ihr zahlreiches Erscheinen zum Ausdruck gebracht haben.

Und so fordere ich meine deutschen Landsleute auf, mit mir das Glas zu erheben und einzustimmen in den Ruf: Unsere lieben Gäste, sie leben hoch!

Es folgte die Begrüßungsansprache des Herrn Kultusministers Becker:

Meine Damen und Herren!

Wenn ich heute den V. Internationalen Kongreß für Vererbungswissenschaft bei seinem Schlußdiner im Namen der Preußischen Staatsregierung begrüße, so liegt es mir nahe, die Arbeit und Wirksamkeit dieses Kongresses nach zwei bestimmten Richtungen hin zu charakterisieren. Zuerst und zunächst handelt es sich um einen wissenschaftlichen Kongreß, und zwar um einen solchen, der eine neue werdende Wissenschaft in den Mittelpunkt seiner Forschungen stellt, die Wissenschaft von der Vererbung. Zu allen Zeiten ist die Wissenschaft der Ausdruck der allgemeinen Seelenlage einer Kulturepoche gewesen. Gewiß läßt sich eine fortschreitende Linie konstatieren; je mehr Schleier der Natur vor der menschlichen Erkenntnis weichen müssen, um so dichtere Schleier und um so tiefere Geheimnisse liegen noch vor uns. Aber bei aller Geradlinigkeit der Gesamtentwicklung gibt es doch auch Querschnitte durch die geistige Gesamthaltung einer Periode, und da zeigt sich ein eigentümlicher Wandel in dem, was jede Zeit für das Entschei-

dende und Wesentliche hält. Man denke nur an die mittelalterliche Scholastik, neben der die Alchemie stand, die zu einer der wichtigsten Quellen unserer naturwissenschaftlichen Erkenntnis wurde. Dann kam das Zeitalter der Entstehung der modernen Wissenschaften; der Schwerpunkt lag auf der Philosophie und der Historie, der die Pflege von Mathematik, Physik und Chemie gegenüberstand. Unsere Zeit stellt das Lebendige in den Mittelpunkt, wie es sich in der Lebensphilosophie, in der Soziologie oder in der Biologie besonders auslebt. Auch in der Wissenschaft scheint sich der Fortschritt vom Mechanischen über das Dynamische zum Organischen zu manifestieren. Jedenfalls ist die Biologie und mit ihr die in ihr wurzelnde Vererbungswissenschaft eine der lebendigsten und zeitgemähesten Wissenschaften unserer Tage.

Die Wissenschaft vom Leben kann nicht halt machen an den Grenzen einer Nation. Wenn die Wissenschaft ihrem Wesen nach international ist, so ist die menschlichste aller Wissenschaften von vornherein nicht auf ein einzelnes Volk zu beschränken. Schon im mittelalterlichen Orient galt das Wort, man solle das Wissen suchen, und wenn man bis an die Grenzen Chinas wandern müsse. Heute wandern wir nicht mehr einzeln auseinander, sondern wir finden uns aus dem Willen zur gemeinsamen Erkenntnis auf solchen internationalen Kongressen zusammen. Für solche internationale Kongresse gibt es nur einen Feind, und dieser Feind heißt: Ignoranz. In unseren Laboratorien und auf unseren Versuchsfeldern marschieren wir getrennt, um dann auf solchen Kongressen im Kampf gegen die Ignoranz gemeinsam zu schlagen. Gewiß stehen sich die einzelnen Forscher mit Kritik gegenüber, aber zugleich auch mit der Ehrfurcht vor der selbständigen Leistung des andern. Nirgendswo ist der eine so auf die Zusammenarbeit mit dem andern angewiesen wie auf dem Gebiete der Wissenschaft. Hier verbindet uns alle der Arbeitsgedanke, d. h. die freiwillige Unterordnung unter das gemeinsame Ziel der Erkenntnis, und damit zugleich der Menschheitsgedanke, der sich in Ihrem Falle nicht nur aus dem Arbeitsprozeß, sondern auch aus dem Gegenstand Ihrer Arbeit ergibt. Ich erhebe mein Glas und trinke auf den Völkerbund des lebendigen Geistes!

Begeisterte Worte auf Deutschland fand Professor Nilsson-Ehle in seiner Ansprache:

Meine Damen und Herren!

Es ist mit Freude zu begrüßen, daß der Vererbungskongreß diesmal nach Deutschland verlegt worden ist.

Deutschland, das Land der Denker, war auch seit langem ein Land der Wissenschaft. Die Forscher anderer Länder werden stets mit dankbaren Gefühlen die vielen und reichen Impulse anerkennen, welche von der deutschen Wissenschaft stets ausgegangen sind. Es schien mir immer, als ob in Deutschland und in der deutschen Wissenschaft ein besonderer Geist der Universalität vorhanden wäre, der sich weit über die Grenzen des eigenen Landes hinauserstreckt, mit regem Interesse dem, was in anderen Ländern geleistet wird, folgt, und dies auch stets offen und mit Freude anerkennt. Das hängt wohl zum Teil mit der zentralen Lage Deutschlands im Herzen Europas zusammen, aber noch viel mehr mit dem starken, echten, tiefen Drang zur Forschung, zur Wahrheit. Überall weht ein hoher Idealismus des Denkens, der aber durch die exakte Wissenschaft im festen Boden der praktischen Wirklichkeit wurzelt und dadurch die Irrtümer des Idealismus zu beseitigen vermag. — Welch ernst denkender Mensch hat nicht in der letzten Zeit an der Zukunft gezweifelt und der weiteren Entwicklung der abendländischen Kultur mit Angst entgegengesehen. Aber merkwürdig — kommt man nach Deutschland, so faßt man wieder neuen Mut. Man sieht eine alte Kultur, die jedoch die starke Kraft zu besitzen scheint, sich jugendlich zu erneuern. Die außerordentlich rege Tätigkeit auf allen Gebieten, den geistigen sowie materiellen, ist auffallend. Die allerneuesten Errungenschaften der deutschen Wissenschaft, die auch in praktischer Hinsicht — wie alle anerkennen müssen — manchmal von der allergrößten, weltumspannendsten Bedeutung sind, deuten die Zukunft an und fördern die Beziehungen der Kulturvölker zu einander im Sinne des gemeinschaftlichen Wohles der Menschheit.

Die frohe Stimmung und die heiteren Gesichter, die man bei diesem Kongreß überall vor sich gesehen hat, scheinen mir zu beweisen, daß bei den Kongreßmitgliedern die Gefühle vorhanden sind, in ein lebhaftes Hoch auf Deutschlands Wohl einzustimmen!

Die folgenden Reden, die in humorvoller Weise auf die von Frau Nachtsheim entworfene Menukarte¹⁾ (siehe S. 94 u. 95) Bezug nahmen, zeigten, daß der Kongreß auch zur allgemeinen Befriedigung der ausländischen Gäste verlaufen war.

¹⁾ Leider war es infolge der Kürze der Zeit nicht mehr möglich, die erste Seite der Menukarte entsprechend dem Original farbig zu reproduzieren.

Professor Caullery eröffnete den Reigen:

Mesdames, Messieurs!

Il y a toujours de la mélancolie dans les choses qui finissent et j'imagine que l'usage d'un banquet de clôture, à la fin des congrès, est sorti du besoin de noyer cette mélancolie dans les sensations agréables que procurent des mets et des vins généreux. Ne doit-il pas en être particulièrement ainsi, après une semaine agréable et intéressante comme celle que nous venons de passer réunis!

Et à qui le devons nous plus directement qu'à ceux qui ont eu la peine d'organiser le détail de notre Congrès? Certes, chacun de nous a apporté quelque chose ici, et quelques uns, parmi vous, de très belles communications, mais tout cela n'aurait été que confusion, s'il n'y avait pas eu un excellent comité d'organisation. Je n'ai pas besoin de vous démontrer qu'il a brillamment accompli sa tâche et je vous convie à le remercier chaleureusement.

Mesdames et Messieurs, la grande affluence de participants à ce Congrès, venus de partout, — puisqu'il y a, paraît-il, ici trente quatre nations représentées, — la variété des idées et des travaux apportés, leurs liens avec le congrès précédent de Génétique et aussi avec le Congrès futur, me suggèrent une comparaison, qu'aussi bien le joli menu que nous avons sous les yeux évoque également. Et s'il serait dangereux de la pousser trop à fond, elle a l'avantage de pouvoir être très bien saisie d'une assemblée de généticiens.

Il me semble qu'il y a de curieuses analogies entre le rythme de nos congrès et la vie de la cellule et spécialement de son noyau.

En effet, dans la vie de la cellule, on distingue deux phases: la plus longue, qualifiée improprement de repos, où, en réalité, la cellule effectue son travail essentiel d'assimilation et de création, et où la structure du noyau se dévoile à nos yeux; et, d'autre part, la phase de division, de mitose, brève, où se manifestent les chromosomes, dans lesquels la Génétique cherche à déchiffrer les énigmes de l'Hérédité.

Eh bien! notre vie de généticiens, ne se compose-t-elle pas de phases comparables? Pendant cinq ans, nous travaillons silencieusement, dispersés et comme cachés dans nos laboratoires, sans liens apparents entre nous, dissimulés, en somme, comme les gènes dans le noyau au repos. Puis vient un congrès, qui dure une courte semaine, et où nous confluons, nous parlons et agissons, groupés en sections, comme des gènes ayant des affinités spéciales et ces sections me semblent



Menumkarte beim Schlußdiner (1. Seite)



Kaviar — Eier



Hühnerkraftbrühe



Fanderschnitte mit Edelpilzen



Gespickte Rinderlende in Madeira
mit verschiedenen Gemüsen umlegt

Kartoffeln



Parfait — Melusko

Fein Gebäck



Mokka



1924er Pündlicher Rosenberg



1924er Rüdesheimer Berg



1923er St. Sœurin de Cadourne



Cognac Aulin und Curaçao Toffi

être les chromosomes de la Génétique. Je ne jurerais même pas qu'on n'arriverait à découvrir dans leur formation des cas de *crossing-over*. Il y a enfin, dans le congrès, évoluant un peu à part, le chromosome des dames. Serait-ce le chromosome X, ou Y ?

Il y a cependant, entre les deux cas, une différence importante. Dans la cellule, toutes ces manœuvres de la division nucléaire, si minutieuses et si délicates, s'effectuent avec une précision et une aisance parfaites, avec une apparence, tous au moins, de parfaite spontanéité, sans qu'il y ait besoin un metteur en œuvre. Il est loin d'en être de même dans un congrès comme celui-ci. Les gènes que nous sommes, malgré la prétention que nous pouvons avoir, ne viendraient pas se mettre automatiquement chacun à sa place, pour chacune des opérations, sérieuses ou frivoles, qui se sont effectuées au cours de cette semaine. Si l'on ne prenait pas soin d'instruire minutieusement chaque congressiste, — j'allais dire chaque gène —, de ce qu'il doit faire, presque à chaque instant, il n'y aurait que confusion. Et cette tâche très compliquée, c'est le comité d'organisation qui l'assume et qui s'en est tiré ici à merveille malgré la foule des gènes qui ont afflué.

Il y a, dans ce que j'appellerai l'anaphase des congrès, une cérémonie qui ne me paraît pas représentée dans la cellule: c'est la publication des résultats. Et c'est encore le Comité d'organisation sur qui retombe cette lourde besogne. Je suis assuré que, pour ce Congrès, elle sera aussi parfaitement exécutée.

Mesdames et Messieurs, il me semble que, pour le présent Congrès, le Comité mérite plus de remerciements encore. Il n'avait pas seulement, en effet, à assurer le fonctionnement normal d'une machine que le précédent congrès lui aurait, comme d'ordinaire, transmise en bon état. Il avait à la réparer de toutes pièces, après les graves avaries que lui avait infligées une inaction de seize ans, après toutes les détériorations que les chromosomes et les gènes, c'est à dire nous mêmes, avions subies pendant et après la terrible tourmente de la guerre. C'est une réfection presque totale qu'il avait à accomplir, en restaurant, dans notre domaine la vie internationale. Réjouissons nous donc du plein succès qui a été obtenu.

Et, puisque je me suis laissé entraîner à une comparaison d'ordre génétique, je vous demanderai la permission d'en user encore, dans les mêmes limites de précision. Jusqu'ici, la plupart des généticiens ont cru devoir admettre que presque toutes les mutations qu'il nous était donné d'observer résultaient de la perte d'un gène. Eh bien! il est

une mutation que je voudrais voir subir de cette manière par l'humanité, avec le caractère définitif qu'ont les récessifs purs, ce serait la perte du gène de la guerre. Jusqu'ici, nous ne savions pas produire les mutations, nous étions réduits à constater leur production. Mais notre collègue Muller vient, à ce congrès, de nous apprendre à les réaliser expérimentalement sur les *Drosophiles*. Tachons d'appliquer ces méthodes nouvelles à l'humanité. Et déjà, en attendant d'en posséder le secret, soyons sûrs que des réunions comme ce congrès, où nous apprenons à nous connaître et à nous estimer individuellement, où nos recherches créent entre nous, par delà les frontières, des liens solides, — que ces réunions, dis-je, sont de nature à préparer tout au moins et à favoriser la production d'une si souhaitable mutation.

Le Comité a donc travaillé dans ce sens si désirable et voilà encore une raison de le remercier. Aussi vous proposé-je chaleureusement de lever notre verre en l'honneur du Comité local berlinois de préparation du 5^{ième} Congrès de Génétique, de son éminent et actif président, le Professeur Erwin Baur, de ses membres, MM. Bělař, Correns, Goldschmidt, Hartmann et Kniep, et, tout particulièrement, — car nous tous qui avons fait partie de commissions, savons que, dans une commission, c'est généralement le secrétaire qui travaille le plus, — de son secrétaire, M. le professeur Nachtsheim.

A leur santé, — Hoch!

Dem Vertreter Frankreichs folgte der Amerikaner, Professor Davenport:

Members of the Fifth International Congress for Genetics:

Ladies and Gentlemen,

I am very glad to address you, following Professor Caullery. There is no one whom I would like better to follow than Professor Caullery at this Congress of Genetics, here in Berlin.

Professor Caullery has called attention to the chromosomes upon the menu card. I note that we are both placed under a picture of a chromosome complex that is defective in one chromosome. Though this is the diagram of the chromosomes of *Drosophila*, it may be symbolic of those of man. Let us hope that the missing chromosome is that which carries the genes for unfriendliness, for jealous rivalry, for insufficient ideals in scientific work. Let us hope that it carries the inhibitors of care in drawing conclusions in science.

Let me take this occasion to express, in the name of the American delegation, our heartiest thanks for the kindness with which we have been everywhere received and for the unlimited hospitality that you have poured out upon us. You have set in this Congress such a precedent of organization, of scientific output, of generosity and of Gemütlichkeit that we in America will be quite hopeless of equalling it. We shall, however, do our best to emulate your example at the time of the next congress. We hope that you will all be able to attend it. I would give the toast: Auf Wiedersehen in Amerika!

Hieran schloß sich die Ansprache des Engländers, Professor Punnett:

Ladies and Gentlemen!

In rising on behalf of the British members present to express our appreciation of the wonderful week we have just spent I trust that I may be forgiven if I speak for a moment of our earlier Congresses — “of old but happy far off things and tales of long ago”. Few of those present remember the Congress of 1911, fewer still that of London five years earlier. Yet although our programmes have been telling us that this is the 5th International Congress, I cannot help feeling that 1906 was really our birthday; for before it the word genetics did not even exist.

Even in those early days we thought of Genetics as essentially a science of “linkage”, that it had a great part to play in bringing together branches of science which were gradually becoming isolated through over-specialisation, and if one thinks of the papers that have been presented at our meetings one realises how abundantly those linkages have materialised. We have served to bring together into one room the systematist, the physiologist, the biochemist, and the student of Entwicklungsmechanik, while to-day without genetics cytology would be almost unthinkable. Nowhere has this process of unification and synthesis been more striking than in Germany, for nowhere have the older biologists been more alert to the new knowledge and more sympathetic towards its development. Witness among us the presence to-night of Professor Richard von Hertwig — the Nestor of German zoology.

During this past week we who come from abroad have had some opportunity of witnessing in person the great strides that we knew Germany to be making. We have seen the new Institutes at Dahlem, and some of us have perhaps been a little envious. Nevertheless we realise that all this, admirable as it is, is yet only a beginning; for we know

how illimitable is the field, how much remains to be done. We wish German science all success in its new path of conquest: we wish it even greater means at its disposal to enable it to carry out the great and beneficent work from which not itself alone but the whole world must benefit. It is fitting that what is really the coming of age of the International Genetical Congress should be celebrated to-day on German soil.

To return to the week just past, I can do little more than to add my tribute of thanks to those from the speakers who have preceded me. From the Imperial Chancellor downwards we have met with a hospitality and a welcome that we can never forget. At the various sessions we have taken in much thought, and I trust that it has done us good. But we have also taken in much else which, though it may not add a cubit to our stature, has probably added something to our girth. Our thanks for all this we can never adequately express. But though it may seem invidious to single out any of our hosts for particular mention there was given to me, as I listened to Professor Caullery, a sign which I gladly obey. As I entered this room the Secretary shewed me the menu and said "your cue is *Kartoffeln*". Now if you look immediately beneath that word on the menu you will see one of those little collections of seemingly mystical signs which it is given to us as geneticists to translate without effort. That particular sign, as you all know, spells "super-female", and the implication is evident. It is that we wish to convey our special thanks to the ladies of the Entertainment Committee whose unwearying kindness and whose powers of super-organisation have helped to make this week so pleasant for the ladies of our various parties who are not primarily geneticists. I ask you to join me in raising your glasses to the toast of the ladies of the Entertainment Committee.

Als letzter Vertreter des Auslands sprach Professor Nawaschin aus Rußland:

Ich erlaube mir zunächst die notwendige Erklärung hinsichtlich meiner Position, als Gast im Auslande überhaupt, und insbesondere hier in Berlin abzugeben.

Ich bin zwar nicht formell als Vertreter Sowjet-Rußlands in der Liste des Kongresses genannt, habe aber von unserer Regierung eine der offiziellen Vertretung gleichwertige Bevollmächtigung. Dementsprechend bin ich wohl berechtigt, im Namen des Volks-Aufklärungs-

Kommissariats, „Narkompros“, und der Zentralverwaltung der Wissenschaftlichen Institute, „Glawnauka“, zu sprechen.

Ich bin mir dessen recht bewußt, wie hoch unsere Regierung die innige Verbindung der russischen Gelehrten mit den Gelehrten aller Länder Eurasiens und Amerikas einschätzt. Es versteht sich nun ganz von selbst, daß unsere Regierung auch für diesen Kongreß das höchste Interesse hegte. Es wäre also ganz verfehlt, wenn ich eben im Namen unserer Regierung hier nicht der Anerkennung den vollen Ausdruck geben würde für die warme Aufnahme und Sorgsamkeit, die meinen hier tagenden Landsleuten zuteil wurde.

Namentlich in erster Linie gilt unser Dank der Reichsregierung und Groß-Berlin für ihre feinfühligte Aufmerksamkeit, insbesondere aber dem Herrn Vorsitzenden des Kongresses und dem gesamten Ausschusse für ihre Gastfreundschaft, ihren Beistand und die große Müheverwaltung.

Die allgemeine Stimmung hatte ihren Höhepunkt erreicht, als Professor Goldschmidt in äußerst witziger Form unter Zuhilfenahme des reichen Wortschatzes der Genetik die Damenrede hielt. Leider war der Redner der Meinung, daß man eine solche Rede nur am Ende eines üppigen Mahles über sich ergehen lassen könne, und so müssen wir auf ihre wörtliche Wiedergabe hier verzichten.

Das Schlußwort sprach Professor Baur als Vorsitzender des Ortsausschusses:

Meine Damen und Herren!

Ich war der erste, der auf diesem Kongresse sprach, und da darf ich wohl auch heute das Schlußwort haben und die Tafel aufheben. Befürchten Sie keine Rede, ich möchte nur ein paar Worte des Dankes sagen und einem Wunsche Ausdruck geben.

Wenn wir das lange Programm, die Fülle der wissenschaftlichen Vorträge einigermaßen glatt und ohne Mißton haben abwickeln können, so verdanken wir das dem treuen Zusammenarbeiten und der musterhaften Disziplin aller Kongreßteilnehmer aus den vielen hier vertretenen Nationen und Sprachgebieten. Das hat die Arbeitsfreudigkeit der Kongreßleitung gehoben, und ich danke Ihnen allen herzlich dafür!

Ferner fühle ich mich gedrängt, hier zum Schluß unseres Kongreßbureaus zu gedenken, der Damen und Herren aus unseren Berliner Laboratorien, die diese ganze Woche lang unverdrossen und immer

freudig und freundlich im Kongreßbureau ihre Pflicht getan haben, und die das Hauptverdienst daran haben, daß alles geklappt hat.

Und dann noch ein Wunsch: Heute steht die Genetik im Brennpunkt des Interesses aller Biologen. Auf unserem Arbeitsgebiet sind in den letzten Jahren unerwartete Erfolge erzielt, und weitere Fortschritte unserer Erkenntnis sind zu erwarten. Und genau so, wie im Kriege auf beiden Seiten der Front immer gerade an den Entscheidungsstellen sich die kriegsfreiwillige Jugend drängte, so sammeln sich jetzt auch in unseren Laboratorien die jungen Biologen. Wer die Jugend hat, hat die Zukunft, und wenn wir nicht wüßten, daß die Genetik noch immer eine aufstrebende zukunftsreiche Wissenschaft ist, so würde es uns dieser Andrang der Jugend zeigen.

Die freundschaftlichen Beziehungen, welche die ältere Generation der Genetiker schon vor dem Kriege verbunden haben, und die auch über den Krieg hinaus aufrecht erhalten worden sind, haben wir in den letzten Tagen enger geknüpft, und wir hoffen und wünschen, daß ähnliche Beziehungen sich auch anbahnen zwischen dem jungen Nachwuchs in allen hier vertretenen Ländern. Darum habe ich den Wunsch, daß an den späteren Kongressen und vor allem an dem nächsten Kongreß in Ithaca nicht bloß die Genetiker in Amt und Würden, sondern möglichst zahlreich auch schon unsere jungen Mitarbeiter teilnehmen können, und ich darf wohl an meinen Kollegen Davenport die besondere Bitte richten, daß Mittel und Wege gefunden werden, um recht vielen jungen Genetikern aus Europa die Reise und die Teilnahme am nächsten Kongreß zu ermöglichen; große Ansprüche werden sie ja gewiß nicht stellen.

Damit wollen wir unsere Versammlung schließen und unsere Gläser leeren auf das Wohl der jungen Garde in unseren Laboratorien.

Der offizielle Teil des Abends war hiermit beendet, doch blieb die Mehrzahl der Teilnehmer bei Musik und Tanz noch lange beisammen, und es war bereits viele Stunden nach Mitternacht, als die letzten auseinander gingen.

Veranstaltungen des Damenausschusses

Ein Damenausschuß unter der Leitung von Frau Correns und mit Frau Taute als Schriftführerin hatte ein Programm zur Unterhaltung der den Kongreß besuchenden Damen ausgearbeitet. Bei einer Auto- und Rundfahrt durch Berlin lernten besonders die Ausländerinnen viele Schönheiten und geschichtlich interessante Sehenswürdigkeiten unserer Hauptstadt kennen. Aus der Fülle der reichen Kunstsammlungen Berlins waren die Nationalgalerie, das Kaiser-Friedrich-Museum, das Völkerkunde-Museum und das kaiserliche Schloß gewählt worden, deren Besichtigung unter fachmännischer Führung für viele ein Genuß war. Ein Gang durch die Werkstätten der Staatlichen Porzellanmanufaktur war für eine kleinere Gruppe von Kongreßteilnehmerinnen von großem Interesse. Ein Besuch des Funkturms war ebenfalls in die Veranstaltungen eingeschlossen. An einem Nachmittag wurde der Flugplatz besichtigt, wobei besonders rege Beteiligung war. Sogar einige Freiflüge standen auf dem Programm, an denen die Damen, die das Los getroffen hatte, teilnehmen konnten. Der letzte Vormittag war für den Besuch des Kaiserin-Augusta-Viktoria-Hauses, der Reichsanstalt zur Bekämpfung der Säuglingssterblichkeit, bestimmt. Der Leiter der Anstalt, Prof. Dr. Langstein, hielt einen interessanten Vortrag. Darauf führten einige Schwestern durch die verschiedenen vorbildlich eingerichteten Abteilungen des Hauses. Außerdem wurde ein Frühstück gereicht und ein Film vorgeführt, der die sich über das ganze Reich erstreckende segensreiche Arbeit der Anstalt zeigte. In der Mitte der Kongreßwoche trafen sich die Damen und eine Anzahl Herren bei einem Tanztee im Hotel Adlon.

Dank der eifrigen Arbeit der Mitglieder des Damenausschusses und einiger Damen der Bürgerschaft bei der Vorbereitung der Veranstaltungen und während der Kongreßwoche und dank dem außerordentlich freundlichen Entgegenkommen der Behörden der besuchten Anstalten und ganz besonders auch dank der ideellen und materiellen Unterstützung durch die Reichs- und Staatsregierung sind alle Veranstaltungen gut gelungen, so daß wir hoffen dürfen, daß alle Teilnehmerinnen in freundlicher Erinnerung Berlins gedenken.

Exkursionen

Im Anschluß an den Kongreß fanden einige Exkursionen statt, die sich lebhafter Beteiligung erfreuten. Sie führten in einige landwirtschaftliche Betriebe in der näheren und fernerer Umgebung von Berlin und dienten dem Studium von Fragen aus dem Gebiet der praktischen Vererbungswissenschaft, der Genetik in Pflanzen- und Tierzucht. Die folgenden Berichte über die Exkursionen sind von den Führern der einzelnen Exkursionen erstattet.

I. Exkursion zur Saatzuchtwirtschaft Petkus des Herrn Rittergutsbesitzers F. v. Lochow

Führer: E. Horn, Berlin-Dahlem

Am Sonnabend, den 17. September 1927, vormittags 9 Uhr, versammelten sich 45 Kongreßteilnehmer vor der Friedrich-Wilhelm-Universität, Unter den Linden, um der Einladung des Herrn von Lochow zur Besichtigung seiner weltbekannten Saatzuchtwirtschaft zu folgen. Zwei große geschlossene Personenomnibusse brachten die Gäste in schneller und angenehmer Fahrt durch einen Teil der mit Recht so gerühmten schönen Berliner Umgebung über Baruth nach Petkus. Nach einer liebenswürdigen Begrüßungsansprache des Saatzuchtdirektors Dr. Laube, der die Gäste im Namen des plötzlich erkrankten Herrn von Lochow empfing, folgte ein Rundgang durch das Saatzuchtlaboratorium. Ein Vortrag des Herrn Dr. Laube orientierte die Gäste über die wirtschaftlichen, natürlichen und klimatischen Verhältnisse von Petkus. Besonderes Interesse boten die Ausführungen über die geschichtliche Entwicklung der Roggenzüchtung und über die dort angewandten Zuchtmethoden. Es sei bemerkt, daß sich in Petkus nicht nur der Roggen, sondern auch Hafer, Kartoffeln, Lein, Gräser und Kiefern einer intensiven züchterischen Bearbeitung erfreuen. Ein Rundgang durch die Stallungen bewies, daß auch die Tierzucht, trotz der für sie weniger günstigen natürlichen Verhältnisse, auf hoher Stufe steht. In der Rindviehhaltung betrug der Herdendurchschnitt 1926 über 5600 Liter Milch mit 4% Fett. Die Zucht des großen deutschen Edelschweines ist in Petkus auf ganz breite Basis gestellt. Ca. 60 Zucht-



Kleye phot.

In der Saatzuchtwirtschaft Petkus

sauen und Eber sind mit den Jungtieren in sehr einfachen, nach Dr. F. von Lochows Entwürfen und Angaben errichteten Ställen untergebracht.

Nach dem Frühstück erfolgte eine Rundfahrt durch die Petkuser Feldmark. Die zur Verfügung gestellten Leiterwagen fanden selbst bei den Damen einen so großen Anklang, daß es erst vieler Zureden bedurfte, um die gepolsterten Kutschwagen zu besetzen. In Anbetracht der vorgeschrittenen Jahreszeit mußte man sich mit der Besichtigung der Kartoffelzüchtungen begnügen, da der größte Teil der Feldmark abgeerntet war.

Um 4 Uhr traten wir befriedigt von den gewonnenen Eindrücken die Rückfahrt an und erreichten Berlin zeitig genug, um uns auf die Genüsse des Abschiedsessens im Zoo vorzubereiten.

II. Exkursion zur Versuchswirtschaft für Schweinehaltung, Fütterung und Zucht in Ruhlsdorf, Kreis Teltow

Führer: H. Nachtsheim, Berlin-Dahlem

Am gleichen Tage, an dem eine Anzahl Kongreßteilnehmer hinaus nach Petkus fuhr, statteten 21 andere der Versuchswirtschaft für



A. Otto phot.

In der Versuchswirtschaft Ruhlsdorf

Von links nach rechts: R. Rommel, J. Hashimoto, J. Podhradsky, Burekhardt, Th. Roemer, H. Nachtsheim, Mrs. Crew, O. Wellmann, Mrs. Pease, F. A. E. Crew, J. Hammond, K. Müller, K. Rosenwald, J. Yamane, H. v. Wrochem, J. Philiptschenko, O. Garkawy, S. Miyake, Mayekawa, S. Sato, J. Przyborowski, K. Masui, J. Gerriets, H. Funkquist

Schweinehaltung, -fütterung und -zucht in Ruhlsdorf im Kreise Teltow einen Besuch ab. Per Auto ging es nachmittags um 2 Uhr von der Universität ab. Nach etwa einstündiger Fahrt über Lichterfelde und Teltow erreichten wir die Versuchswirtschaft, wo uns ihr Leiter, Herr Direktor K. Müller, sowie zwei Herren des Preußischen Ministeriums für Landwirtschaft, Domänen und Forsten, Geh. Reg.-Rat Dr. h. c. Burekhardt und Oberregierungsrat Dr. Gerriets, empfangen. Unter Führung des Direktors wurde hierauf die Versuchswirtschaft besichtigt. Die Versuchswirtschaft ist eine gemeinnützige Anstalt, die von den Viehhandelsverbänden, den Landwirtschaftskammern, dem Magistrat Berlin, den Züchtervereinigungen und dem Preußischen Ministerium für Landwirtschaft, Domänen und Forsten geschaffen worden ist und unterhalten wird. Wie schon der Name besagt, dient sie Haltungs-, Fütterungs- und Zuchtversuchen, doch stehen Fütterungsversuche im Vordergrund. Immerhin gab es auch für den Genetiker mancherlei

zu sehen. Der Referent führt hier seit 6 Jahren seine Untersuchungen über Variation und Vererbung des Gesäuges beim Schwein aus, zu denen die etwa 500 Schweine der verschiedensten Rassen, die ständig gehalten werden, ein reiches Material liefern. Außerdem werden auch Kreuzungsversuche zwischen den einzelnen Rassen gemacht. Zur Zeit wird vor allem die Vererbung der schwarzen Farbe studiert; wir kennen beim Schwein zwei Schwarz, die genetisch verschieden sind, das Berkshire-Schwarz und das Cornwall-Schwarz und vielleicht noch als drittes das Schwarz des Hannover-sch-braunschweigischen Landschweins. Zahlreiche F_1 - und F_2 -Individuen aus Kreuzungen zwischen diesen schwarzen und andersfarbigen Rassen konnten vorgeführt werden.

Im Anschluß an die Besichtigung lud die Leitung der Versuchswirtschaft die Teilnehmer zu Kaffee und Kuchen ein. Geheimrat Burckhardt gab bei dieser Gelegenheit nochmals seiner Freude Ausdruck über den Besuch und schilderte in kurzen Zügen Organisation und Wirksamkeit der Versuchswirtschaft. Direktor Müller ließ sämtlichen Teilnehmern ein Exemplar des dritten Berichtes der Versuchswirtschaft überreichen, in dem die bisherigen Versuche und Beobachtungen zusammengestellt sind, sowie ein Exemplar des von ihm veröffentlichten und bereits in 4. Auflage erschienenen Büchleins „Der kleine Schweinehalter“, einer allgemeinverständlich geschriebenen Anleitung zur zweckmäßigen Haltung und Fütterung der Schweine in kleinen Haushaltungen. Namens der Teilnehmer an der Exkursion dankte Herr Professor Philiptschenko für die interessante Führung und die gastliche Aufnahme.

Um $\frac{1}{2}$ 6 Uhr traten wir die Heimfahrt an.

III. Exkursion zur Besichtigung der Späthschen Baumschulen in Ketzin und der Blumenzüchtere Föhrster in Bornim

Führer: B. Husfeld, Berlin

Am Sonntag, den 18. September 1927, versammelten sich ungefähr 90 Kongreßteilnehmer vor der Universität, um kurz vor 10 Uhr im Autobus die Fahrt nach Neu-Falkenrehde anzutreten. Professor Dr. Magnus von den Späth'schen Baumschulen war ebenfalls erschienen und begrüßte die Teilnehmer im Namen der Firma Späth und stellte entgegenkommender Weise noch 2 Privat-Automobile für Ex-



Im Park des Schlosses Paretz

Boedecker phot.

kursionsteilnehmer zur Verfügung. Gegen 11 Uhr trafen programmäßig die 3 Autobusse und die beiden Privat-Automobile der Firma Späth in Neu-Falkenrehde ein, wo schon mehrere Kutsch- und Leiterwagen, letztere mit sehr gut eingebauten Sitzgelegenheiten, die Kongreßteilnehmer erwarteten. Leider setzte in diesem Augenblick ein Regenschauer ein, so daß zum Bedauern aller Exkursionsteilnehmer die in Aussicht genommene Rundfahrt durch die einzigartigen und mustergültigen Anlagen der Rosenfelder und Unterlagenzucht in Neu-Falkenrehde abgekürzt werden mußte. In Ketzin wurden die Exkursionsteilnehmer von Herrn Generaldirektor Maurer begrüßt. Dann demonstrierte Herr Dr. Gleisberg einige Schädlingsbekämpfungsspritzen, und Herr Generaldirektor Maurer machte im Anschluß hieran sehr interessante allgemeine Ausführungen über die Firma und ihre Tätigkeit. Hiernach wurden den Kongreßteilnehmern noch der Versandraum und 2 Packmaschinen gezeigt, um dann die Fahrt in den Obstmuttergarten anzutreten. Dort wird ein großes Obstsortiment gehalten. Herr Dr. Gleisberg demonstrierte hier einige Klonzuchten. Dann wurden die Autobusse wieder bestiegen, um nach Ketzin zu fahren, wo im Gasthaus zum „Schwarzen Adler“ von der Firma Späth an einer reichlich mit Blumen dekorierten Tafel ein Frühstück eingenommen wurde. Generaldirektor Maurer hieß hier nochmals die Kongreßteilnehmer als Gäste der Firma Späth willkommen und verlas ein Begrüßungstelegramm des Inhabers der Firma, des Herrn Dr. Späth, der leider infolge Krankheit am Erscheinen verhindert war. Im Anschluß hieran begrüßte der Bürgermeister der Stadt Ketzin die Exkursionsgesellschaft. Im Namen der Exkursionsteilnehmer dankte Herr Dr. Sax für die freundliche Aufnahme und wies in seiner Rede darauf hin, daß das Zusammenarbeiten von Wissenschaft und Praxis im Späthschen Betriebe mustergültig sei und große Erfolge gezeitigt habe und schloß seine Ausführungen mit einem Hoch auf Herrn Dr. Späth und seine Mitarbeiter. Nach dem Frühstück wurde die Omnibusfahrt nach dem Schloß Paretz fortgesetzt. Es wurde das Schloß Paretz, der Landsitz der Königin Luise, besichtigt, um dann die Fahrt nach Bornim fortzusetzen. In Bornim wurden die Försterschen Blumengärten gezeigt. Auf der Rückfahrt wurde kurz ein Blick auf die Anlagen des Land- und Golfklubs, der zwischen Potsdam und Wannsee gelegen ist, geworfen. Gegen 8 Uhr abends trafen die Automobile wieder vor der Universität ein.

IV. Exkursion nach Quedlinburg—Kleinwanzleben— Salzmünde—Teutschenthal—Halle a. S.—Weimar

Führer: E. Schiemann, Berlin-Dahlem (Berichterstatlerin); E. Horn, Berlin-Dahlem; H. Kuckuck, Berlin-Dahlem

Eine viertägige Exkursion von Sonntag, den 18. bis Mittwoch, den 21. September führte eine Gruppe von 45 fast durchweg ausländischen Kongreßmitgliedern durch eine Reihe der großen mitteldeutschen Saat-zuchtbetriebe.

Der erste Tag galt der Saatzuchtwirtschaft Gebr. Dippe A.G. in Quedlinburg, für die der Sonntagnachmittag zur Verfügung stand. Aus einer seit mehreren Generationen in der Familie Dippe betriebenen Gärtnerei erwachsen, hat sich seit der Mitte des vorigen Jahrhunderts die Firma Dippe zu einer der führenden Saatfirmen Deutschlands, ja der ganzen Welt entwickelt. Die derzeitigen Direktoren, H. von Dippe und C. Esche, begrüßten die Gäste in den Laboratoriumsräumen und ließen zunächst im Film die Arbeit der Firma vor unsern Augen vorüberlaufen, wozu Herr Dr. Kappert, der Leiter der Blumensamen-Abteilung, erläuternde Worte sprach. Auf diese Weise war es möglich trotz der beschränkten Zeit und vor allem trotz der vorgerückten Jahreszeit von dem Umfang des Unternehmens einen Eindruck zu bekommen, das heute vier große Abteilungen umfaßt; Blumen-, Gemüse-, Rüben- und Getreidesamenzucht wurden von der Aussaat bis zur Ernte vorgeführt. Die geräumigen und modern ausgestatteten Laboratorien für die Verarbeitung der obengenannten Sämereien, denen sich eine eigene Samenkontrollstation anschließt, wurden besichtigt. Ein botanisch-pathologisches, ein chemisches Laboratorium, eine reichhaltige Bibliothek und eine schöne Sammlung von Pflanzen und Samenmaterial aus den eigenen Betrieben, genetische Versuche in der Abteilung für Blumensamenzucht, zeugen davon, daß hier an der Förderung der deutschen Pflanzenzucht lebhaft mitgearbeitet wird, in der Erkenntnis, daß ohne Anwendung wissenschaftlicher Methoden eine rationelle Arbeit auch auf dem Gebiet der Saatguterzeugung heute nicht möglich ist.

Von den Freilandkulturen waren, da die Ernte größtenteils beendet war, nur die Asternfelder zu sehen, die noch in vollem Schmuck prangten, und es konnte hier die Art der Selektion in den Feldern in Augenschein genommen werden. Wir durchschritten ferner Kulturen verschiedener Herbstblumen, die in kleinerem Umfange gezogen werden, und begaben uns hierauf in die Gewächshäuser, die sich in schier endloser Folge

hinzuziehen schienen (die Firma verfügt über 30000 m² Glaskulturen), wo vor allem riesenblütige Begonien und schöne Gloxinien allgemeine Bewunderung erregten. Technisch dürften auch die halbüberdeckten Topfstellagen interessiert haben, auf denen die Samenträger der Pflanzen unseres Klimas zum Ausreifen aufgestellt werden — Levkojen, Petunien u. a. harften hier der letzten Ernte. Großes Interesse fand die Tatsache, daß zur besten Verwertung der Blumenabfälle die Firma eine große Schafhaltung hat, von der ein riesiger Schafstall im sogenannten Moorhof, der 6000 Schafe faßt, Zeugnis ablegt.

Zum Abendessen hatte die Firma Dippe im festlichen Saal geladen, wo der Dank der Gäste für das Gesehene lebhaft zum Ausdruck kam. Ein Blumentanzspiel auf der Bühne brächte symbolisch die Bedeutung Quedlinburgs als Zentrum des Harzer Blumenhandels zum Ausdruck und erntete reichen Beifall. Das beistehende Bild zeigt Wirt und Gäste vor dem Laboratoriumsgebäude.

Vor der Abreise am Montag morgen hatte die Firma freundlichst Wagen zur Verfügung gestellt und so, vom klarsten Sonnenschein begünstigt, noch Gelegenheit gegeben, das schöne alte Städtchen mit dem Finkenherd Heinrichs des Voglers, dem Dom und dem 1000-jährigen Äbtissinenschloß zu besichtigen und einen Eindruck von dem altherwürdigen Boden zu gewinnen.

Von dort ging es in die Zuckerrüben-Saatzuchtwirtschaft vorm. Rabbethge und Giesecke, wo neben Herrn Dr. O. Rabbethge die Herren Dr. Schneider und Dr. Schmidt Führung und Erläuterung freundlichst übernahmen. In einem Vortrag wurde eine Übersicht über die Organisation der Wirtschaft gegeben; diesem folgte ein Film, der einen Einblick in die Technik der Rübenzüchtung von der Aussaat bis zu dem Punkt brachte, auf dem die Ernte gerade stand. Das Weitere wurde trotz des ungünstigen Wetters im Felde vorgeführt, wo außerdem interessante Kreuzungen mit *Beta maritima* zu sehen waren. Obgleich die eigentliche Selektionsarbeit erst im Januar bis März zu beginnen pflegt, hatten es die Herren möglich gemacht, auch den ganzen weiteren Prozeß der Rübenverarbeitung, vom Waschen der eingebrachten Ernte bis zum Abtransport in die Zuckerfabrik in voller Arbeit zu zeigen. Es sei ihnen für die ganz außerordentliche aufgewandte Mühe an dieser Stelle besonderer Dank ausgesprochen. In dieser Weise wurde im Laboratorium die Individualauslese der Mutterrüben einschl. der Polarisationen vorgeführt; allein so war es möglich, eine wirkliche Vorstellung von den Methoden der Züchtung und Arbeit zu gewinnen. Nun ging



In der Saatzwirtschaft Dippe, Quedlinburg

1. Reihe sitzend: A. M. Banta, H. v. Dippe, Frau Munteanu, Frau X, Frau Horn, Mrs. Whiting, Mrs. Blakeslee, Frä. Schiemann, C. Esche, N. Saulescu, Z. Szabó, J. Podpera
2. Reihe stehend: Claus, H. Kappert, Frau Finn, A. Meunissier, P. Kische, J. Bolsunoff, P. Shivann, V. Pissarev, J. A. Honing, G. K. Constantinescu, E. Schneider, J. Podhradsky, A. F. Lebedeff, S. Tschewerikoff, G. Karpetshenko, N. Vavilov, A. F. Blakeslee
3. his letzte Reihe: J. Mas, Schrader, Klewitz, E. W. Lindstrom, W. Laenge, Frau Laenge, P. Rey, Thün, E. Horn, Méneret, A. Munteanu, P. W. Whiting, J. Hammond, C. L. Rünke, V. Duconet, A. Pokrassoff, H. Kuckuck, W. v. Kallen, P. N. Konstantinow, O. Helmer, L. C. Dunn, E. C. Mac Dowell, St. Popescu, V. Sassanoff, I. Jakuschkin, A. T. Kusanoff, K. G. Renard, M. Pease, A. S. Serebrowsky

Dippe phot.

es hinaus in die großen Reinigungs- und Trocknungsanlagen und zu den Speichern. Hier interessierten besonders die Vorrichtungen zur Mischung der geprüften Samen verschiedener Anbaustationen, die in besonderen Silos mit Mischzellen durchgeführt wird, wodurch eine einheitliche Verkaufsware gewährleistet wird. Von gewaltigen Dimensionen sind die Speicherräume, die, zum Teil ganz neu in pfeilerlosem Hallenbau ausgeführt, imstande sind, 50 000—130 000 Sack Rübensamen zu fassen; deckt doch Klein-Wanzleben fast 50 % des Weltbedarfs.

Ein festliches Abendessen an rosenüberschütteter Tafel im Hause Rabbethge bot wieder Gelegenheit, Gedanken des geistigen Austausches, Anerkennung und Dank zwischen den ausländischen Gästen und den Wirten hinüber und herüber zu geben.

Über Magdeburg und Halle ging es am Dienstag nach Salzmünde, dem Mittelpunkt des Saatzuchtbetriebes Teutschenthal-Salzmünde von Oberamtmann Wentzel, wo wiederum im Film zunächst ein Einblick in Organisation und Umfang der Wentzelschen Gesamtbetriebe gegeben wurde. Die heute in einer Hand vereinigten Besitzungen der Familien Wentzel und Boltze umfassen rd. 35 000 Morgen und sind in genialer Weise mit industriellen Unternehmungen in eine Organisation zusammengefaßt, die wohl in Deutschland einzig in ihrer Art ist. Der Betrieb ist nach dem Prinzip aufgebaut, einmal die Produkte in höchstveredeltem Zustand auf den Markt zu bringen, andererseits möglichst alle Roh- und Betriebsstoffe aus eigenem Grund und Boden zu gewinnen. Er umfaßt ungefähr 20 Wirtschaften, an die die industriellen Unternehmungen angeschlossen sind. So zogen im Film die landwirtschaftlichen Betriebe mit ihren Weizen-, Rüben- und Erbsenzüchtungen und einer starken Viehhaltung und die großen industriellen Anlagen im Bilde vorüber: Kohlengruben, Ton- und Kaolin-gruben und -Schlemmerei, Elektrizitätswerk, Zucker- und Malzfabriken, Brennereien und Ziegeleien, Mahl- und Holzschneidemühlen, Werkstätten und Wohnungssiedlungen.

Nachdem in Salzmünde das Herrn Saatzuchtleiter Riebesel unterstellte Saatzuchtlaboratorium besichtigt war, wo dieser eine große Anzahl von Kreuzungsversuchen aus der Kombinationszüchtung an Herbar, Ähren und Pflanzen zeigen konnte (draußen war natürlich alles abgeerntet), hatte es Herr Oberamtmann Wentzel durch eine Autorundfahrt über die Güter möglich gemacht, aus der Fülle des im Bilde Gesesehenen eine hübsche Auswahl zu zeigen. So ging es durch die erst in der Kriegszeit entstandene Siedlung in Salzmünde mit ihren

freundlichen Beamtenhäusern zu der Zuckerfabrik in Langenbogen. Die großen Sudkessel standen, wenige Tage vor Beginn der Kampagne, blank und still da. Hier ist das zuerst in Dänemark verwendete Prinzip durchgeführt, daß in den einzelnen Wirtschaften die Zuckerrüben nur bis zum Rohzuckersaft verarbeitet werden, dieser dann in großen Rohrleitungen, zum Teil viele Kilometer weit, nach Langenbogen geleitet und nur hier, einschließlich der Raffinerie, zu Ende verarbeitet wird. Die Kohlenzufuhr in die Heizkessel geschieht direkt von den Kohlengruben aus und kann daher mit der geringen Hilfe von zwei Mann in einem Ausmaß von 3000 Ztr. Kohlen pro Tag bewältigt werden. Schließlich wurde die Wasserkraftanlage gezeigt, mittels deren die Rüben direkt aus den Waggons durch die Wäsche zur Verarbeitung in die Fabrik befördert wurden.

Wir sahen ferner die Schlemmereien für Tonerde und Kaolin, das als Porzellanerde nach Berlin, Kopenhagen und Amerika ausgeführt wird. Auf dem schönen alten Hof Oberröblingen warfen wir einen Blick in die Viehställe mit schwarzbuntem Niederungsrind, und den Schafstall der Merino-Fleischschafherde mit kostbaren Böcken, in Gödewitz in die großen neuen Schweinestallungen zur Zucht des deutschen Edelschweines. Das Ende der Rundfahrt führte die Teilnehmer in das in herrlichem Park gelegene Herrenhaus in Teutschenthal, wo Herr Oberamtmann Wentzel und seine Gattin mit einem Frühstück im großen Festsaal nach all dem Geschehen Erfrischung boten, bei dem in reger Aussprache über das Gebotene sich die allgemeine Befriedigung äußerte.

Aus der Praxis führte der letzte Nachmittag die Kongreßteilnehmer wieder in die Wissenschaft zurück, die ihnen in der Universität Halle ihre landwirtschaftlichen Institute öffnete. Prof. Roemer hatte zwar auch keine Feldversuche mehr vorzuweisen, zeigte aber seine Arbeitsräume und gab einen Überblick über die im Institut für Ackerbau und Pflanzenzüchtung durchgeführten Arbeiten und in Bearbeitung stehenden Probleme.

Im Haustiergarten gab es für den Genetiker allerlei Interessantes zu sehen; es stehen hier Nachkommen des Przewalski-Pferdes, das, wie bekannt, in Rußland in seinem letzten reinen Vertreter kurz vor dem Kriege ausgestorben ist. Ferner die Karakul-Schafkreuzungen aus den Versuchen von Kühn-Spöttel, Rinder- (Jersey und schwarzbuntes Tieflandrind) und Schweinekreuzungen u. a.

Viel Interesse fand — leider bei nur zu kurzer Zeit — die schöne Schädelammlung des Instituts, wohl die größte ihrer Art, zu der Dr. Tänzer eingehende Erläuterungen geben konnte.

Eine Gruppe von Interessenten hatte vorher noch der Lehr- und Versuchsanstalt für Geflügelzucht in Halle-Cröllwitz einen Besuch abgestattet. Diese, in Deutschland eine der ersten, hat die Zeit der Einrichtung und tastenden Versuche überwunden und verfügt heute über 25 Morgen Gelände mit schönen, modern gebauten Stallungen, in denen vor allem Hühner und Enten gezüchtet werden.

Der Nachmittag brachte als Abschluß einen Besuch des Zoologischen Gartens in Halle unter der sachkundigen Führung seines neuen Direktors Dr. Hauchecorne. Dieser Garten ist, ein wenig nach Hagenbeck'schen Ideen, auf einem Basaltkegel im Westen der Stadt angelegt; er mußte diesem Gelände angepaßt werden, was dem Ganzen ein eigenartiges Gepräge gibt, in dem Geschick und Geschmack, vor allem aber der biologische Sinn des Direktors für die spezifischen Lebensgewohnheiten und Bedürfnisse der Tiere sich geltend macht. Leider verkürzte die einbrechende Dunkelheit diesen Rundgang allzusehr, der in einem geselligen Zusammensein mit einigen der Hallenser Biologen ausklang, denen sich auch der Vorsitzende der Leopoldina, der Halleschen Akademie der Wissenschaften, Herr Geheimrat Professor Dr. Walcher zugesellt hatte.

Um aber den ausländischen Kongreßteilnehmern neben all dem biologischen und wissenschaftlichen Deutschland auch etwas von dem anderen zu zeigen, was zu seinem Wesen gehört, sollte Weimar den Schluß dieser Fahrt bilden. Ein strahlender Sommersonnentag tat das seine dazu, um den Eindruck unseres Goethe-Schiller-Heiligtums so stark sein zu lassen wie möglich. Die Stadt Weimar hatte einen Führer gestellt, der die sachlichen Erklärungen übernahm, und für freien Zugang zu all den bekannten „Sehenswürdigkeiten“ gesorgt. Es kann nicht Sache eines Deutschen sein, über den Eindruck dieses Abschlusses zu schreiben. Das nebenstehende Bild vor Goethes Gartenhäuschen wird allen Teilnehmern eine freundliche Erinnerung an den schönen Tag sein.



A. Spieler phot.

Vor Goethes Gartenhäuschen in Weimar

Zweiter Teil
Kongreßverhandlungen
Vorträge der allgemeinen Sitzungen

Genetics of *Datura*

Albert F. Blakeslee

Department of Genetics, Carnegie Institution of Washington,
Cold Spring Harbor, N. Y.

(With 3 text-figures)

Introduction.

The *Datura* investigations form a joint undertaking with several investigators contributing. The advantages have been great in having the work centralized in one place, with immediate discussion possible of new phases of the problem, as they have arisen. The presentation which follows will attempt to briefly summarize the findings of our several colleagues in relation to the genetic behavior of *Datura Stramonium*. Time will not permit a discussion of the important investigations in other genera which have relationship with the *Datura* problems. Figures and tables cited in parentheses throughout the text may be found in the bibliography of our papers at the end of the present article.

Balanced Chromosomal Types.

The haploid number in all the species of *Datura* so far investigated is 12. Chromosomal diagrams of the normal diploid and of some of the other chromosomal types, with chromosomes corresponding to the six size classes determined by Belling, have been already published (22). Balanced types are those which have the same number of chromosomes in each set.

Haploids (4, 8, 22, 25, 30) with one chromosome in each set are not infrequent chromosomal mutations, over 50 having been found

since 1921. Even when they occur among F_1 's of species crosses, they show no characters peculiar to the male parent, and therefore are judged to be brought about by parthenogenesis of reduced egg cells. A pseudo-reduction into $5 + 7$, $4 + 8$ chromosomes, etc. is the rule, but occasionally by non-reduction viable pollen grains and egg cells are produced which may take part in self fertilization and give rise to normal diploids.

Tetraploids (5, 24) with four chromosomes in each set occur occasionally in our cultures. The breeding evidence is clear that in certain cases, at least, the doubling has taken place after reduction.

Triploids (3, 4) in *Datura* have been found only in crosses between tetraploids and diploids when the latter is the male parent. The reciprocal cross does not succeed, possibly because the $2n$ styler tissue checks the growth of $2n$ pollen tubes as determined by Buchholz (34).

Comparing the balanced types and starting with the haploid, there is a progressive increase in size of leaves, stem and floral parts. The leaves become relatively broader and the capsules more nearly spherical as one passes from $1n$ to $4n$ types (22).

Unbalanced Chromosomal Types.

To the unbalanced chromosomal types belong forms which have been modified from the balanced condition by the addition or subtraction of one or more chromosomes in one or more sets. The types easiest to understand are the $(2n + 1)$ forms. A figure has been given of a series of Globe capsules (18, 22) from which it can be seen that the unbalance produced by a single extra chromosome in the Globe set is greater when added to a diploid than when added to a triploid or a tetraploid. Likewise a $(2n + 2 \text{ Globe})$ shows a greater unbalance than a $(4n + 2 \text{ Globe})$. From somatic effects produced by extra chromosomes, it is possible to form some judgement as to the factorial constitution of the various chromosomes.

Of $(2n + 1)$ forms, there are two main classes. First, the primaries in which the extra chromosome is like the other two in the trisome, and secondaries, which are varieties related to the primaries but in which the extra member is a double half chromosome. Of primaries, 11 of the 12 theoretically possible forms have been identified (22). A number of differences serve to distinguish primary from secondary $(2n + 1)$ forms (6, 16, 18). 1) Primaries are much more frequent as spontaneous mutations than secondaries. 2) Primaries occur in the offspring of

triploids in relatively large numbers, while secondaries are rare. 3) Primaries are thrown in regular proportions in the offspring of their own secondaries, while secondaries are thrown by their primaries apparently only as new mutations. 4) In the reduction divisions, primaries never show closed configurations of 3 chromosomes, while in secondaries, such closed rings of 3 are frequent. The discovery by Belling of this cytological difference led him to an understanding of the chromosomal constitution of the $(2n + 2\frac{1}{2})$ secondaries. An explanation was obvious thereafter for the occurrence of two complementary secondaries of certain primaries, — one of the secondaries having one half of the chromosome doubled to form the extra member of the trisome and the complementary secondary having the other half doubled. Secondaries of 8 primaries have been identified and, of some, the two complementary secondaries. Compound $(2n + 1)$ types are known (17, 18) in which parts of non-homologous chromosomes are attached. Of double $(2n + 1 + 1)$ types (18, 22) with an extra chromosome in each of two different sets, over 40 have been identified. The adjoining tables give a list of the named $(2n + 1)$ primaries and secondaries so far identified as well as a list of the various chromosomal types discovered and the number theoretically possible.

Table 1.

List of primaries and secondaries in *Datura* arranged by size of chromosomes in the trisomic set.

No.	Primaries	Abbr.	Secondaries	Chromosome size
1	Rolled	Rl	Sugarloaf (Sg), Polycarpic (Py)	Largest (L)
2	Glossy	Gs	Smooth (Sm)	Large (l)
3	Buckling	Bk	Strawberry (St), Maple (Mp) ?	Large (l)
4	Cocklebur	Ck	Wedge (Wd)	Large (l)
5	Elongate	El	Undulate (Un)	Large (l)
6	Echinus	Ec	Mutilated (Mt), Th	Large medium(M)
7	Microcarpic	Mc	Large medium(M)
8	Reduced	Rd	Scalloped (Sc)	Large medium(M)
9	Poinsettia	Pn	Dwarf (Df).....	Small medium(m)
10	Small medium(m)
11	Globe	Gl	Small (S)
12	Ilex	Ix	Smallest (s)

Table 2.

Number of Chromosomal Types Identified and Number of Forms Theoretically Possible. Roman numerals refer to Primaries, Secondaries and Tertiaries.

Chromosomal Types	Number of Forms Identified	Number of Forms Possible
1n, 2n, 3n, 4n.....	4	4
2n + 1 (I)	11	12
2n + 1 (II)	11	24
2n + 1 (III)	13 +	?
2n + 1 + 1 (I).....	40 ±	66
2n + 2 (I)	2	12
2n - 1 (I)	1	12
3n + 1	1	12
3n - 1	1	12
4n + 1	8 ±	12
4n + 2	1	12
4n + 3	1	12
4n - 1	5	12
4n + 1 + 1	1	66
4n + 1 - 1	1	132
4n - 1 - 1	1	66
4n + 1 + 1 - 1 - 1 ...	1	2970

Chimeras.

Sectorial chimeras have been found (21) in which, on a 2n plant, a branch may be (2n - 1), (2n + 1), or 4n and a (2n + 1) plant may produce a normal 2n branch by somatic elimination of a specific chromosome. A 1n plant has given rise to a 2n branch. From the breeding behavior and from the cytological findings of Miss A. Dorothy Bergner, it is apparent that a somatically ever-sporting race has been produced by a chromosomal fragment containing the gene for purple pigment which is frequently eliminated somatically, from a plant otherwise without the purple factor. In one of several sectorial deficiencies which appeared after chloral hydrate treatment, she has found cells which may be considered "double diploid", since their chromosomes are twice as numerous as in the neighbouring mother-cells and yet form bivalents rather than the quadrivalents expected of tetraploids.

Inheritance.

The balanced $2n$ and $4n$ types breed essentially true except for chromosomal irregularities which are especially frequent in tetraploids (5).

In $(2n + 1)$ types, the extra chromosome usually is not carried through the pollen, due to checking of pollen-tubes as determined by Buchholz (31, 34). The viability of eggs and zygotes with extra chromosomes is lessened so that the extra chromosome is transmitted through the female to only about a quarter of the offspring instead of to a half as would be expected if viability were not reduced.

The ordinary disomic inheritance of genes in diploids is due to the random assortment of two chromosomes in a set. In types with extra chromosomes, different ratios are necessarily produced by the assortment of a larger number of chromosomes. Thus, $3n$ and $(2n + 1)$ forms, when heterozygous, give trisomic ratios (29), $4n$ plants give tetrasomic (24) and $(4n + 1)$ plants give pentasomic ratios. By trisomic ratios from primaries, genes can be located in specific chromosomes. Thirteen genes have thus been placed in 7 different chromosomes. By ratios from secondaries, it seems possible to locate a gene in the proper half of a chromosome.

Pollen-Tube Behavior.

By means of a special technique which he has devised, Buchholz has learned important facts regarding the behavior of male gametophytes. He has shown that temperature has a marked influence upon pollen-tube growth such that the speed of growth at around 33°C is about four and a half times that at 11°C (33). This shows the necessity of temperature control before drawing conclusions regarding acceleration or retardation in pollen-tube growth. In *Datura Stramonium*, under a constant temperature, he has found the growth to be uniform.

The reciprocal back-crosses of plants heterozygous for the recessive gene "tricarpel" (30) have been found to give different ratios, the male back-crosses being deficient in individuals showing the character. Buchholz (32) has found that this deficiency is due to the bursting of a high proportion of the pollen-tubes which carry the tricarpel gene. A somewhat similar phenomenon (34) connected with slower pollen-tube growth has been found to be largely responsible, at least, for the poor transmission of extra chromosomes through the male; for the failure of the attempted cross between diploids and tetraploids when the latter are male parents; and for the failure of certain species crosses.

Pollen Abortion.

The condition of the pollen (27, 28) forms a valuable index of the chromosomal constitution. The upwards of 90 per cent abortion in pollen of a haploid is obviously brought about by chromosomal deficiencies in the grains affected. The same cause, doubtless, holds in large measure, at least, for the 40 and more per cent pollen abortion in triploids. Chromosomal deficiencies are probably also responsible for the small amount of abortion in normal diploids through non-disjunction and detachment of chromosomes. The larger amount of bad pollen in primaries in comparison with diploids is possibly to be attributed to increased non-disjunction, since primaries are found to give a higher percentage of new non-disjunctive mutations than do diploids. The greater average proportion of bad grains produced by secondaries is likely connected with the behavior of the double half chromosome. The pollen abortion in hybrids, to be discussed in a later paragraph, is perhaps also caused by chromosomal deficiencies.

Induction of Chromosomal and Gene Types.

Judging from the abortion of pollen grains and the large grains produced following exposures to low temperatures, chromosomal mutations have been induced in the pollen (28). Radium emanation has apparently increased the production of $(2n + 1)$ forms and has possibly been responsible for the interchange of parts between non-homologous chromosomes in the compound chromosomal type Nubbin (17, 18) and for new genes which appeared following the treatment.

By appropriate breeding procedure, one may exercise a certain measure of control over the chromosomal types. Thus if one finds a haploid in the offspring of a highly heterozygous parent, it is possible by selfing this individual to obtain a pure line (22). All of our primary and secondary $(2n + 1)$ types listed in table 1, as well as our haploid, triploid and tetraploids trace their origin to Haploid 1A, the first $1n$ plant identified in Line 1, and are included in our Line 1A. Our types are therefore closely comparable. It is of some interest that not only chromosomal but also gene mutations have occurred in Line 1A, since it shows that heterozygosity is not responsible for these phenomena (30). By crossing a triploid with a diploid, one may obtain the primary $(2n + 1)$ types and a wide range of double $(2n + 1 + 1)$ types. Selfing a triploid gives a few tetraploids in the offspring and, by taking ad-

vantage of this fact, we have transferred a gene from a diploid into a tetraploid soma by first crossing the diploid onto a tetraploid.

Differences between Races and Species.

The gene for white has been located in the *Poinsettia* chromosome by trisomic ratios (29). Certain lines called "B" whites, give trisomic ratios from both the *Poinsettia* and the Rolled ($2n + 1$) types (18). The trisome in the former has size "m" chromosomes, while that in the latter has size "L" chromosomes (2). From study of Wiry, a ($2n + 1$) type thrown by *Poinsettia* only when heterozygous for "B" whites, Belling (7) has found attachments indicating the interchange of parts between the Rolled and the *Poinsettia* chromosomes in the origin of "B" whites. Since Wiry shows resemblances both to Polycarpic, one of the secondaries of Rolled, and to what would be expected of PnIIb, a secondary of *Poinsettia* which has not yet been discovered, we can conclude, speaking in terms of the condition in Line 1A, that the modified *Poinsettia* chromosome in "B" whites, which is the extra member in Wiry, consists of the PnIIb half of the *Poinsettia* chromosome joined to a half of the Polycarpic portion of the Rolled chromosome.

The hypothesis of segmental interchange between non-homologous chromosomes seemed to demand 50 per cent pollen abortion in F_1 's between "B" whites and normal lines. In fact, F_1 's between "B" whites and Line 26 gave the expected 50 per cent abortion. Later tests, however, showed that Line 26 is a "bad pollen inducer" (28), since crossing it with the majority of our other lines induces 50 per cent abortion in the F_1 hybrids. The "B" whites will be further discussed later in connection with F_1 chromosomal configurations.

"Bad pollen inducers" have been found to be wide spread in nature. Of 200 races tested by crossing with Line 1A and Line 7 (a line of the same pollen type as Line 26), 13 per cent were found to be of the Line 7 type since they induced 50 per cent abortion in F_1 's with Line 1A while they showed good pollen in F_1 's with Line 7. In addition 6.5 per cent of the lines tested were found to give definite proportions of aborted grains in F_1 's with both lines 1 and 7. The majority (80.6 per cent) were of the Line 1 type. See table 3. Mr. Cartledge, who has been the one chiefly occupied with pollen determinations, has made estimates of pollen abortion in back-crosses of the various primaries heterozygous for lines 1 and 26 and has found indications, from ratios of individuals with good to those with 50 per cent aborted grains, that two different

chromosomes (Echinus and Microcarpic) are together involved in the abortion.

Table 3.
Distribution of Pollen Types in *Datura Stramonium*

Origin	No. of Lines	Line 1 Type	Line 7 Type	Other Types
United States				
Massachusetts	21	16	5	0
Virginia.....	34	33	1	0
Other States	40	35	5	0
West Indies and Central America	14	8	4	2
South America				
East Coast	13	13	0	0
West Coast	12	3	0	9
Europe	14	12	2	0
Africa	10	5	5	0
Asia	8	8	0	0
Japan and East Indies.	7	7	0	0
Australia.....	3	2	1	0
Botanic Gardens etc. ..	25	20	3	2
Totals	201	162	26	13
Per cents.	—	80.6	12.9	6.5

Another type from Chile gives 25 per cent abortion in F_1 's with Line 1. In this case, the trisomic ratios seem to indicate that both the Cocklebur and the Globe chromosomes are together responsible for the abortion. Linkage seems to exist between the factor for pale stem located in the Globe chromosome and a chromosomal portion which shares the responsibility for the abortion. In addition new types, resembling Globe and Cocklebur respectively, have been obtained from plants heterozygous for the two lines in question.

The hypothesis of segmental interchange which would seem applicable to "bad pollen inducers", would lead one to expect to be able to find, in F_1 's, configurations with 4 chromosomes attached. A considerable number of slides were obtained last season by Miss Rachel Haynes and Miss Louise H. Buck from buds of F_1 's between Line 1 and Line 7 type "bad pollen inducers". Although pollen mother-cells with configurations were numerous, none were found showing the attachments expected. In F_1 's between Line 1 and "B" whites, however, such attachments were frequent, resulting commonly in closed rings of 4 chromosomes, two being the L chromosome and two smaller and about half the size. From these preparations, Belling has confirmed their findings and given a figure (2) with the size classes labelled. There can be little doubt that the Rolled and the Poinsettia chromosomes are the ones involved in the ring, not only from the cytological, but also from the breeding evidence. The problem is: why F_1 's between Line 1 and "B" whites do not show 50 per cent abortion and why F_1 's between Line 1 and Line 7 types do not show the configurations expected.

Figure 1

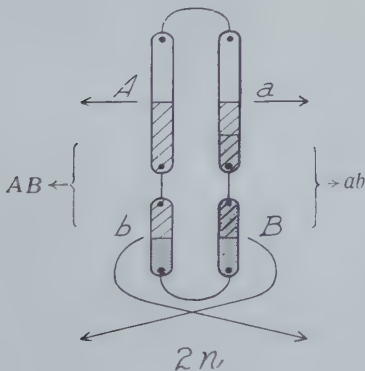


Diagram of chromosomal configuration found in pollen mother-cells of a $2n$ F_1 between Line 1 and a "B" white. The light block A and the shaded block B represent respectively the Rolled (Rl) and the Poinsettia (Pn) chromosomes of Line 1, while a and b represent the modified chromosomes of the "B" white, viz. Rolled (Rl') and Poinsettia (Pn') which are assumed to have interchanged segments in the origin of "B" races. A closed ring of 4 chromosomes results from the attachment of homologous ends. The arrows indicate the movement of the members of the ring at disjunction which would give rise to pollen grains with the original constitution AB and ab and leave no lethal combinations.

The adjoining Figures 1, 2 and 3 will illustrate our provisional hypothesis for the lack of 50 per cent abortion in F_1 's between Line 1 and "B" whites. The capital letters A and B represent respectively the Rolled (Rl) and the Poinsettia (Pn) chromosomes of Line 1 which is used as a standard, while the small letters a and b represent the modified chromosomes Rl' and Pn' of the "B" whites. If likeness of chromosomes causes

them to go to opposite poles, then A and a should separate at disjunction; B should go to the opposite pole from a; and b to the opposite pole from A, — the separations resulting thus in establishing the original AB and ab parental types with no nonviable combinations. A survey study of F_1 's for the possible presence of special types of configurations has been made this present season by Miss Bergner, Miss Haynes and Miss Buck and will be discussed presently. No evidence has been found by them, however, in conflict with the hypothesis just given and some incidental evidence in its favor. Strings of 4, found in F_1 's with certain lines, often are arranged in zigzag fashion as if the adjacent

Figure 2

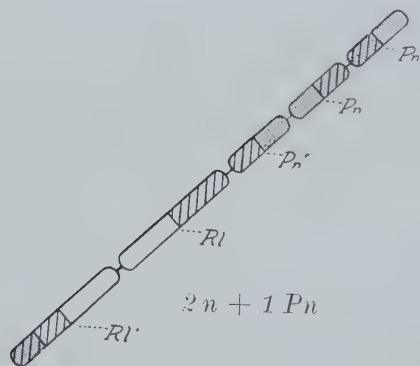


Figure 2

Diagram of configuration in a $(2n + 1 Pn) F_1$ between Line 1 and a "B" white. The Rl and Pn chromosomes are represented as in Figure 1. The addition of a Pn chromosome breaks the ring and causes the formation of a chain of 5.

Figure 3

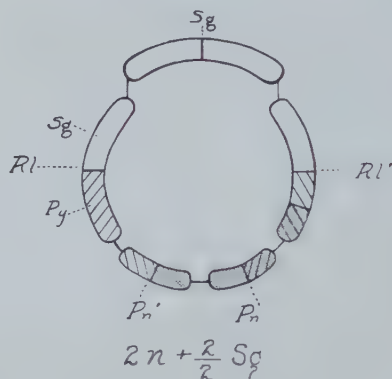


Figure 3

Diagram of configuration in a Sugarloaf $(2n + 2/2 Sg) F_1$ between Line 1 and a "B" white. In the secondary trisomic type Sugarloaf, the extra chromosome consists of the Sg half of the Rl chromosome doubled. Since this extra $2/2$ chromosome has like ends, its addition does not break the ring but increases it to 5 members.

chromosomes were going to opposite poles, and in rings of 4 a similar interpretation could be given to certain twisted conditions of the ring.

Miss Haynes, this present season, has studied configurations in the primary Poinsettia and in Sugarloaf (the secondary of Rolled) both heterozygous for a "B" white. As was to have been anticipated, the addition of a normal Pn chromosome broke the ring and caused the formation of a string instead which often showed a zigzag arrangement

of its members. In a case where a Pn chromosome failed to join with others, the ring was re-formed with a single unattached Pn chromosome left by itself. The addition of the double half Sugarloaf chromosome increased the ring to 5 members, due to the fact that this chromosome with two similar ends could be attached between two chromosomes. The labelled diagrams may serve to make the situation clearer. Neither in the secondary nor in the primary, the chromosomes of which were involved in the attached configurations, was there any increase in pollen abortion when they were rendered heterozygous for a "B" white. It is seen, therefore, that the ring of itself is not responsible for the lack of pollen abortion.







Why no special types of configurations have been found in F_1 's between Line 1 and Line 7 types, is not as yet clear. If crossing-over had occurred between the chromosomes involved, in such a manner as to leave the outer end of one segment attached to the inner end of the other, closed rings of 4 chromosomes could not be expected. It has not yet been possible to make a close enough study to determine if bivalents containing the chromosomes involved are always open as the hypothesis suggested would demand. Open bivalents, however, have been found to be a common phenomenon in species hybrids. There are other conceivable methods of interchange between non-homologous chromosomes, however, which would prevent formation of rings of 4 and yet give opportunity for non-viable combinations of chromosomes leading to pollen abortion.

The survey of the chromosomal condition in F_1 's with Line 1, referred to above, has resulted in a classification of 50 lines taken at random. Of these, 26 (52 per cent) showed only bivalents. Seventeen (34 per cent) showed closed rings of 4 with the L (Rolled) chromosome and probably the m (Poinsettia) chromosome involved, and these lines were doubtless "B" whites. One (2 per cent) showed rings not involving the largest chromosome L. Four (8 per cent) showed strings of 4 not involving L. One (2 per cent) showed both a ring and a string of 4, while 1 (2 per cent) showed a configuration of 4 approximating an open ring with the ends crossed (Table 4). The preliminary survey indicates that nearly 50 per cent of the lines tested show, in F_1 's with our standard Line 1, configurations which can be most easily interpreted on Belling's hypothesis of their origin by segmental interchange between non-homologous chromosomes. If the "bad pollen inducers" are to be included in the same category, we have between 60 and 70 per cent of

the lines studied differing chromosomally from our standard Line 1, which appears to be the type most common in nature.

This present season, we have had under cultivation the following F_1 species hybrids: — *Datura Stramonium* \times *D. ferox*; *D. Stramonium* \times *D. quercifolia*; *D. Leichardtii* \times *D. quercifolia*; and *D. Leichardtii* \times *D. meteloides*. All these species have chromosomes of the same number and apparently of the same size. Their hybrids all show a definite and high percentage of aborted pollen. Miss Bergner has studied this summer the chromosomal configurations in these species hybrids. It is yet too early to report in detail her findings. It can be said, however, that they all show configurations which seem explainable on Belling's

Table 4
Types of configurations in pollen mother-cells of F_1 's between
line 1 and 50 other lines

Types	12 Bivalents	10 Bivalents + Ring of 4 (L + m)	10 Bivalents + Ring of 4 (no L)	10 Bivalents + String of 4	8 Bivalents + Ring of 4 + String of 4	10 Bivalents + other configurations of 4
						
Totals	26	17	1	4	1	1
Percents	52	34	2	8	2	2
48 Per cent of lines induce abnormal configurations when crossed with line 1.						

hypothesis of segmental interchange between non-homologous chromosomes. In each there is a limited but definite number of closed bivalent rings, the remaining chromosomes being either in strings of from 3 to 5, in closed rings of 4, or in open bivalents showing only one point of attachment. In one hybrid, open bivalents were found in which one chromosome of the pair was larger than the other. F_3 and later extractives from certain of the species hybrids are being investigated further in respect to pollen abortion and chromosomal configurations. Progress already made leads to the hope that we may in time be able, by study of appropriate crosses, to determine the homologies between chromosomes in different species of *Datura*.

Ultimately it may be possible to demonstrate that shifts of genes in major portions of chromosomes has been an important mechanism in evolution of species.

Bibliography

1. Belling, John. 1923. The attraction between homologous chromosomes. *Eugenics, Genetics and The Family*, 1: 84—85.
2. — 1927. The attachments of chromosomes at the reduction division in flowering plants. *Journ. Genetics*, 18: 177—205.
3. Belling, John, and A. F. Blakeslee. 1922. The assortment of chromosomes in triploid *Daturas*. *Amer. Nat.*, 56: 339—346.
4. — 1923. The reduction division in haploid, diploid, triploid and tetraploid *Daturas*. *Proc. Nat. Acad. Sci.*, 9: 106—111.
5. — 1924. The distribution of chromosomes in tetraploid *Daturas*. *Amer. Nat.*, 58: 60—70.
6. — 1924. The configurations and sizes of the chromosomes in the trivalents of 25 chromosome *Daturas*. *Proc. Nat. Acad. Sci.*, 10: 116—120.
7. — 1926. On the attachment of non-homologous chromosomes at the reduction division in certain 25 chromosome *Daturas*. *Proc. Nat. Acad. Sci.*, 12: 7—11.
8. — 1927. The assortment of chromosomes in haploid *Daturas*. *La Cellule*, 37: 353—365.
9. Blakeslee, A. F. 1921. The Globe mutant in the Jimson Weed (*Datura Stramonium*). *Genetics*, 6: 241—264.
10. — 1921. Types of mutations and their possible significance in evolution. *Amer. Nat.*, 55: 254—267.
11. — 1921. An apparent case of non-Mendelian inheritance in *Datura* due to a disease. *Proc. Nat. Acad. Sci.*, 7: 116—118.
12. — 1921. A graft-infectious disease of *Datura* resembling a vegetative mutation. *Journ. Genetics*, 11: 17—36.
13. — 1921. The Globe, a simple trisomic mutant in *Datura*. *Proc. Nat. Acad. Sci.*, 7: 148—152.
14. — 1922. The origin of variations. *Amer. Nat.*, 56: 16—31.
15. — 1923. Variations in the Jimson Weed (*Datura Stramonium*) caused by differences in the number of chromosomes. *Eugenics, Genetics, and the Family*, 1: 82—83.
16. — 1924. Distinction between primary and secondary chromosomal mutants in *Datura*. *Proc. Nat. Acad. Sci.*, 10: 109—116.
17. — 1927. The chromosomal constitution of Nubbin, a compound ($2n + 1$) type in *Datura*. *Proc. Nat. Acad. Sci.*, 13: 79—85.
18. — 1927. Nubbin, a compound chromosomal type in *Datura*. *Annals N. Y. Acad. Sci.*, 30: 1—29.
19. Blakeslee, A. F., and B. T. Avery, Jr. 1917. Adzuki beans and Jimson Weeds. *Jour. Heredity*, 8: 125—131.
20. — 1919. Mutations in the Jimson Weed. *Jour. Heredity*, 10: 111—120.

21. Blakeslee, A. F., and John Belling. 1924. Chromosomal chimeras in the Jimson Weed. *Science*, N. S. 60: 19—20.
22. — 1924. Chromosomal mutations in the Jimson Weed, *Datura Stramonium*. *Jour. Heredity*, 15: 194—206.
23. Blakeslee, A. F., John Belling, and M. E. Farnham. 1920. Chromosomal duplication and Mendelian phenomena in *Datura* mutants. *Science*, N. S. 52: 388—390.
24. — 1923. Inheritance in tetraploid *Daturas*. *Bot. Gaz.*, 76: 329—373.
25. Blakeslee, A. F., John Belling, M. E. Farnham, and A. D. Bergner. 1922. A haploid mutant in the Jimson Weed, *Datura Stramonium*. *Science*, N. S. 55: 646—647.
26. Blakeslee, A. F., John Belling, and J. Arthur Harris. 1922. The probability established by a culture of given size that a mating is capable of producing only dominant individuals. *Amer. Nat.*, 56: 458—461.
27. Blakeslee, A. F., and J. L. Cartledge. 1926. Pollen abortion in chromosomal types of *Datura*. *Proc. Nat. Acad. Sci.*, 12: 315—323.
28. — 1927. Sterility of pollen in *Datura*. *Mem. Hort. Soc. N. Y.*, 3: 305—312.
29. Blakeslee, A. F., and M. E. Farnham. 1923. Trisomic inheritance in the Poinsettia mutant of *Datura*. *Amer. Nat.*, 57: 481—495.
30. Blakeslee, A. F., G. Morrison, and A. G. Avery. 1927. Mutations in a haploid *Datura*. *Jour. Heredity*, 18: 193—199.
31. Buchholz, J. T., and A. F. Blakeslee. 1922. Studies of the pollen tubes and abortive ovules of the Globe mutant of *Datura*. *Science*, N. S. 55: 597—599.
32. — 1927. Abnormalities in pollen-tube growth in *Datura* due to the gene "tricarpe". *Proc. Nat. Acad. Sci.*, 13: 242—249.
33. — 1927. Pollen-tube growth at various temperatures. *Amer. Jour. Bot.*, 14: 358—369.
34. — 1927. Pollen-tube behavior with reference to sterility in *Datura*. *Mem. Hort. Soc. N. Y.*, 3: 245—260.
35. Gager, C. Stuart, and A. F. Blakeslee. 1927. Chromosome and gene mutations in *Datura* following exposure to radium rays. *Proc. Nat. Acad. Sci.*, 13: 75—79.
36. Sinnott, E. W., and A. F. Blakeslee. 1922. Structural changes associated with factor mutations and with chromosome mutations in *Datura*. *Proc. Nat. Acad. Sci.*, 8: 17—19.

Über nichtmendelnde Vererbung

C. Correns

Kaiser Wilhelm-Institut für Biologie, Berlin-Dahlem

Als der Hauptausschuß für unseren Kongreß die Aufforderung an mich richtete, eines der Referate zu übernehmen, schien mir die Wahl des Themas nicht schwierig. Die Tatsachen, die Mendel entdeckt hat, und die 1900 für einige wenige Eigenschaften ebensowenig zahlreicher pflanzlicher Organismen wieder bekannt wurden, haben sich als Gesetze der weitesten Verbreitung herausgestellt. Was damals nur mit einer gewissen prophetischen Voraussicht ausgesprochen werden durfte, ist Wahrheit geworden. Der Kongreß wird unter dem Zeichen des Mendelismus stehen. So liegt es mir heute näher, zu prüfen, wo die von Mendel gefundenen Gesetzmäßigkeiten ihre Gültigkeit verlieren, als anzugeben, wo sie gelten. Ich will also an dieser Stelle über nichtmendelnde Vererbung referieren¹⁾.

Zunächst müssen wir uns darüber einigen, was wir unter mendelnder Vererbung verstehen wollen. Mir scheint, daß noch immer die Selbständigkeit der Merkmale und ihr Spalten die Hauptsache sind. Schon die Uniformität des Bastardmerkmals ist im Grunde nur eine Konsequenz davon, und wenn man außerdem noch ein Gesetz der Lokalisation der Gene in den Chromosomen, ein Gesetz der linearen Anordnung der Gene, und so weiter, aufgestellt hat, so sind das, so weit sie wirklich gültig sind, nur Erweiterungen, freilich sehr wichtige.

Wohl mit Bestimmtheit dürfen wir jetzt behaupten, daß die Chromosomen die Träger mendelnder Eigenschaften sind. Schon Weismann

¹⁾ Ich verweise hier nachdrücklich auf die Sammelreferate von H. Winkler „über die Rolle von Kern und Protoplasma bei der Vererbung“, von H. Spemann „über Vererbung und Entwicklungsmechanik“ und von O. Renner „über Vererbung bei Artbastarden“ auf der dritten Jahresversammlung der Deutschen Gesellschaft für Vererbungswissenschaft in München, 1923. Die Mitteilungen von W. Scherz und L. Roth erschienen zu spät, um noch berücksichtigt zu werden. Eine nähere Begründung des hier Vorgetragenen und ein weiteres Eingehen auf die Literatur soll an anderer Stelle geschehen.

hatte ja in sie den Sitz der erblichen Anlagen verlegt. Nach der Wiederentdeckung Mendels schien es fast selbstverständlich, die mendelnden Gene hier zu suchen, so gut stimmte das zytologisch Festgestellte schon damals zu dem Mechanismus, den man sich für die Spaltungserscheinungen von vornherein konstruieren mußte.

So möchte ich als mendelnde Vererbung all das zusammenfassen, wofür die Chromosomengarnituren und ihr Verhalten bei der Reduktionsteilung verantwortlich sind. Bei dieser weitesten Fassung bildet z. B. die Konstanz eines Bastardes, die auf der Nichtvereinigung der Chromosomen bei der Keimzellbildung beruht, keine Ausnahme von der mendelnden Vererbung, sondern nur einen Spezialfall.

Ein neuer Organismus entsteht aber nicht bloß durch die Vereinigung zweier Kerne mit je einem „Genom“, wie wir mit Winkler ihre Chromosomengarnituren nennen wollen. Zum mindesten der eine Kern liegt in einer oft ungeheuren Masse Plasma, das allerlei Einschlüsse führt und als Eizelle dem neuen Wesen mitgegeben wird, und auch der andere, der männliche Kern kann — oder könnte doch — von etwas Plasma und dessen Einschlüssen begleitet, in die Eizelle übertreten.

Nun ist ja von vornherein klar und wird allgemein zugegeben, selbst von den eifrigsten Verfechtern des Kernmonopols, daß das Plasma beim Zustandekommen jedes mendelnden Merkmales nötig ist. Die Frage, ob und wo die mendelnde Vererbung aufhört, fällt also mit der zusammen, ob das Plasma außerhalb des Kernes beim Sichtbarwerden der elterlichen Eigenschaften eine Rolle spielt, die über die eines Substrates hinausgeht, das von den Genen für die Eigenschaften bewirkt wird, eines Substrates, das höchstens den Phänotypus beeinflussen kann, etwa wie die Ernährung die Ausbildung des mendelnden Merkmalspaares: hoher Wuchs — Zwergwuchs.

Wir können das Material, das uns zur Beantwortung dieser Frage zur Verfügung steht, ohne Zwang in zwei Hauptgruppen bringen. Bei beiden handelt es sich um Bastardierungen im weitesten Sinne. Auf der einen Seite variieren wir die Plasmamenge der Eltern bei gleichbleibendem Chromosomensatz. Wir benutzen dazu den Unterschied zwischen der männlichen und der weiblichen Keimzelle, indem wir reziproke Kreuzungen ausführen. Es fragt sich dann, ob die Produkte bei erblicher Verschiedenheit der Eltern verschieden ausfallen können, und wenn ja, was daran Schuld ist. Auf der anderen Seite versuchen wir, einen Kern mit einem sippenfremden Plasma in Verbindung zu

bringen. Dabei hat es sich bisher fast nur — aus Gründen, die auf der Hand liegen — um das Eiplasma einerseits und den Spermakern anderseits gehandelt, also um die Befruchtung eines kernlos gemachten Eies oder Eifragmentes durch einen sippenfremden Spermakern; nur Nawaschin (1927) hat aus den Folgen von Reduktionsteilung und Rückkreuzung bei einem Pflanzenbastard Schlüsse gezogen. Erst jüngst hat Harder (1927) solche Versuche mit Organismen begonnen, bei denen die Befruchtung in der Vereinigung gleichwertiger Zellen besteht und der eine Kern nach ihr, vor seiner Verschmelzung mit dem andern, abgetötet wurde.

Wir beginnen mit den Bastardierungsversuchen auf normalem Wege, wo wir mehr Tatsachen zur Verfügung haben, und die uns näher stehen, wenn es sich um den Gültigkeitsbereich der Mendelschen Vererbung handelt; sind ihre Gesetze doch auf dem gleichen Wege gewonnen worden.

I. Die Ergebnisse reziproker Bastardierungen.

Im großen und ganzen und auf den ersten Blick scheint alles, was außerhalb des Kernes liegt, keine Rolle bei der Vererbung zu spielen. Die beiden reziproken Kreuzungen $A\varphi + B\sigma$ und $B\varphi + A\sigma$ fallen im allgemeinen gleich aus, trotz des gewaltigen Unterschiedes, der zwischen dem, was Vater und Mutter der Masse nach zum neuen Individuum beisteuern, besteht. Diese Tatsache hat ja seinerzeit Nägeli (1884) als ersten veranlaßt, zweierlei Plasmen zu unterscheiden, ein Idioplasma mit den erblichen Anlagen, von denen Vater und Mutter gleichviel beisteuern, das er sich aber nicht im Kern lokalisiert dachte, und ein Trophoplasma, das den Stoffwechselvorgängen im weitesten Sinne dient, und das ausschließlich oder fast ausschließlich von der Mutter gegeben wird.

So richtig und wichtig diese Unterscheidung ist, die wohl allgemein anerkannt wird, so wenig zwingend läßt sich so begründen, daß der ganze Vererbungsvorgang allein vom Kern, respektive von dessen Chromosomen, abhängt. Winkler hat das vor kurzem schon auseinandergesetzt. Vor allem trifft aber die Annahme, daß die beiden reziproken Verbindungen $A\varphi + B\sigma$ und $B\varphi + A\sigma$ identisch aussehen, lange nicht immer zu.

Die bekannteste Angabe über solche Bastarde bezieht sich auf Tiere, Pferd und Esel, Maultier und Maulesel. Sie ist meines Wissens noch immer nicht völlig klargestellt. Im folgenden werden wir aber

fast nur Beispiele aus dem Pflanzenreich benutzen. Schuld daran ist nicht nur, daß ich selbst Botaniker bin. Der Grund liegt tiefer. Die Pflanzen eignen sich besser zu kritischen Experimenten. Wenn sie, wie gewöhnlich, gemischtgeschlechtig sind, braucht man für die beiden möglichen Kombinationen nur zwei Individuen, und so läßt sich die Fehlerquelle vermeiden, die bei der Verwendung getrenntgeschlechtiger Organismen darin liegt, daß man von jeder Sippe zwei Individuen braucht. Es genügt eben nicht, die reziproken Kreuzungen zwischen verschiedenen Individuen zweier Arten auszuführen. Die Eltern müssen zwei verschiedenen Genotypen, im idealen Falle zwei reinen Linien angehören.

Selbstverständlich scheiden für uns zunächst alle die Fälle aus, wo die Genome der beiden Eltern außer ihren Sippenunterschieden noch weitere Differenzen zeigen, die irgendwie mit dem Geschlechte in Verbindung stehen. Dann können ja die beiden Kombinationen nicht gleich ausfallen. Das Paradigma dafür liefern die Bastardendosperme im Pflanzenreich, z. B. beim Mais (1901). Bekanntlich verschmelzen bei ihrer Bildung regelmäßig zwei („Pol“-) Kerne im Embryosack mit einem Spermakern aus dem Pollenschlauch. Es steht also der doppelte Chromosomensatz der Mutter (im haploiden Zustand) dem einfachen (haploiden) des Vaters gegenüber. Bei manchen Eigenschaften des Endosperms hat das keinen Einfluß, weil die Valenz des einen Genes so groß ist, daß sie auch mit dem doppelt vorhandenen Gen des anderen Elters fertig wird. Das trifft bei der chemischen Beschaffenheit der Reservestärke zu. In anderen Fällen, bei der Farbe des Endospermes und vor allem der der Kleberschicht, überwiegt die Eigenschaft der Mutter oder kommt, bei der Form der Kleberzellen, ausschließlich zum Vorschein. Selbst wenn die Eigenschaft A völlig über die Eigenschaft a dominiert, wenn für jede nur ein Gen vorhanden ist, so kann sich doch das Gen für a, wenn es doppelt vorhanden ist, gegenüber A geltend machen oder die Entfaltung von A ganz verhindern.—Ebensowenig dürfen wir natürlich in der geschlechtsgekoppelten Vererbung ein Argument für eine besondere Rolle des Plasma sehen. Beide Gruppen von Fällen sind im Gegenteil Argumente für die Bedeutung der Chromosomen; in beiden ist die Ursache für die Verschiedenheit der reziproken Verbindungen im Kern zu suchen.

Für uns haben nur jene Tatsachen Wichtigkeit, woneben der Chromosomengarnitur noch etwas eine Rolle spielt, das außerhalb derselben liegen muß und nur das Plasma und seine Einschlüsse sein kann.

Die Fälle, in denen eine so bedingte Ungleichheit der reziproken Verbindungen vorliegt, sind aber sehr verschiedener Natur, und die Schlüsse, die sich aus ihnen ergeben, sind dementsprechend auch verschiedenartig und vor allem für die Hauptfrage — mendelnde Vererbung oder nichtmendelnde — sehr verschieden wichtig. Wir stellen jene Fälle voraus, wo keine wirkliche Wirkung des mütterlichen Plasmas im engeren Sinne auf das Aussehen der Nachkommen vorliegt, gehen dann zu jenen über, wo wir nur eine vorübergehende Wirkung anzunehmen brauchen, um mit den Fällen zu schließen, wo das Plasma als außerhalb des Kernes liegende Ursache einen dauernden Einfluß auf die Vererbungserscheinungen hat. Die Grenzen lassen sich freilich, wenigstens zur Zeit, nicht immer ganz sicher ziehen.

1. Direkte Übertragung.

Die erste Gruppe umfaßt alle jene Fälle, die ich noch jetzt lieber von der Vererbung abtrennen möchte, auch wenn man diese im weiteren Sinne auffaßt, und die man durch direkte Übertragung oder „Scheinvererbung“ charakterisieren könnte.

Bei den einfachsten Beispielen fällt der Unterschied zwischen der Übertragung und der eigentlichen Vererbung in die Augen. Es genügt, auf einige sehr bekannte Fälle hinzuweisen.

Füttert man (mit Sitowsky, 1910) die Raupen einer Pelzmotte (*Tineola biselliella* usw.) mit Wolle, die mit einem fettlöslichen Farbstoff, etwa Sudanrot, gefärbt ist, so werden sie intensiv rot, weil die Fettzellen den Farbstoff speichern. Auch der Leib des Schmetterlings ist noch gefärbt, und selbst die Nachkommen der Weibchen sind es noch etwas, auch wenn sie mit gewöhnlicher Wolle aufgezogen werden, jene der Männchen aber nicht. Die Menge Sudan, die das Spermatozoon überträgt, oder übertragen könnte, ist so klein, daß sie keine Rolle spielen kann; es sind nur die Eier, die den Farbstoff weitergeben, der, wieder in den vorzüglich fetthaltigen Geweben gespeichert, offenbar völlig indifferent bleibt. Bei den weiteren Generationen verschwindet die Färbung. Der vorhandene Farbstoff wird immer mehr verdünnt, und neuer kommt ja nicht mehr dazu.

Hier schließen sich die andern Fälle an, in denen den Keimzellen einmal eine bestimmte Menge eines Stoffes mitgegeben wird, vor allem die Übertragung der Immunität, z. B. die gegen Tollwut und Rizin und Abrin, die Ehrlich studiert hat. Sie wird nur durch die Mutter weitergegeben, und die Stoffe bleiben nicht so lange im kindlichen

Organismus, wie das Sudanrot, werden vielmehr verhältnismäßig rasch, schon bei den direkten Nachkommen, unwirksam, sei es, daß sie mit dem Wachstum zu stark verdünnt werden, sei es, daß sie nicht indifferent sind.

Anders sieht die Erscheinung aus, wenn das Eioplasma statt der begrenzten Menge eines chemischen Stoffes einen symbiontischen Organismus überträgt, der sich vermehrt. Dann können die Eizellen von Generation zu Generation die Entwicklung immer wieder im gleichen Zustand, mit ungefähr der gleichen Individuenzahl des Symbionten, beginnen.

Sehr bekannt ist die Infektion der Eizellen der grünen *Hydra*-Arten mit Zoochlorellen oder die der Eier mancher Insekten durch Hefe- und andere Pilzzellen, die wir vor allem durch die Untersuchungen Buchners genau kennen. Daß nur die Eizelle zum Träger werden kann, ist schon wegen der relativ bedeutenden Größe der Symbionten, dem Spermatozoon gegenüber, nicht weiter verwunderlich, wenn auch noch andere Faktoren bei dieser Beschränkung beteiligt sein mögen, vor allem die Ernährung (genauer das gleichzeitig: Am-Leben-Erhalten) der beiden Komponenten.

Im Grunde ist es aber noch genau der gleiche Vorgang, wie bei der Übertragung des Farbstoffes bei der Pelzmotte, und auch nichts wesentlich anderes, als wenn der symbiontische Organismus nur äußerlich dem Ei oder dem Vermehrungsorgan angehängt wird.

Ein sehr schönes Beispiel hierfür hat schon vor langen Jahren Stahl für einige Flechten beschrieben, bei denen die Sporen des Pilzes gleich die zur Symbiose nötigen Algenzellen in einer etwas modifizierten Form, als „Hymenialgonidien“, mitbekommen. Andere Beispiele sind *Azolla* und ihre *Anabaena*, *Ardisia* und *Pavetta* und ihre Bakterien. Hier wird niemand noch von „Vererbung“ sprechen wollen.

Die direkte Übertragung wird nicht auf unschädliche oder vorteilhafte symbiontische Organismen beschränkt sein; es mögen direkt schädigende in individuellen Ausnahmefällen ebenfalls so weitergegeben werden, und dann vielleicht auch durch das Spermatozoon. Die Überlieferung der *Spirochaete pallida* auf diesem letzteren Wege ist freilich wohl definitiv in das Reich der Fabeln verwiesen worden.

Eine gewisse Ähnlichkeit mit dem Verhalten symbiontischer Organismen — aber freilich nur eine gewisse — hat das der Plastiden,

speziell der Chlorophyllkörper der grünen Pflanzen. Versucht doch eine geistreiche Hypothese sie als Algen hinzustellen, die, in das Plasma eingewandert, ihre Selbständigkeit aufgegeben hätten. Das Verbindende ist die Vermehrung durch Teilung, nicht durch Neubildung. Der Unterschied liegt aber gerade auf dem Gebiete, das uns hier interessiert: die meisten Eigenschaften der Chloroplasten sind, soweit unsere genetische Analyse reicht, durchaus von der Chromosomengarnitur im Kerne abhängig. Das geht aus allerlei Vererbungsversuchen schlagend hervor.

Die charakteristischste Eigenschaft der Chloroplasten ist ihr Chlorophyllgehalt, der ihre grüne Färbung bedingt. Es gibt nun vielfach bei derselben Spezies erbliche Sippen, die sich gerade in diesem Punkt unterscheiden. Außer einer *typica* gibt es bei *Mirabilis Jalapa* z. B. eine heller grüne *semichlorina* mit etwa $\frac{2}{3}$ und eine hellgrüne *chlorina* mit annähernd $\frac{1}{3}$ des Chlorophyllgehaltes der *typica*. Dabei handelt es sich nicht um wesentliche Unterschiede in der Zahl und Größe der Chloroplasten (die dann dieselbe Chlorophyllmenge führen würden), sondern die Farbstoffmenge ist, je nach der Sippe, in den einzelnen Chloroplasten verschieden groß. Bei den reziproken Bastarden zwischen den Chlorophyllsippen richtet sich nun die Chlorophyllmenge, und damit die Farbe, nicht nur nach der Mutter, obwohl deren Eizellen die Vorstufen der Chloroplasten, die Leukoplasten, sicher übertragen. Die beiden reziproken Verbindungen sind vielmehr ununterscheidbar und sehen etwas heller aus als das dunkler gefärbte Elter. Hat also beim Bastard *chlorina* + *typica* z. B. die Mutter die hellgrünen Chloroplasten besessen, so muß von dem Chromosomensatz aus, der, von dem dunkelgrünen Elter stammend, in dem Bastard vorhanden ist, eine Wirkung ausgehen, die die ergrünenden Plastiden veranlaßt, ungefähr so viel Chlorophyll zu bilden, wie bei dem dunkelgrünen Vater vorhanden ist. Und das helle Grün der Mutter muß demnach auch unter der Kontrolle ihres Chromosomensatzes stehen. Das einfache Mendeln der Bastarde beweist, daß es sich wirklich um Eigenschaften handelt, die irgendwo in den Chromosomen durch Gene repräsentiert sind, wenn diese auch vielleicht nicht direkt die gebildete Chlorophyllmenge bestimmen, sondern nur die Bedingungen für die Farbstoffbildung verändern.

Dieselbe Abhängigkeit vom Chromosomensatz im Kern zeigen auch die Plastiden, die zur Stärkebildung bestimmt sind. Manche Bastarde, z. B. die zwischen *Hedychium*-Arten (Mc-Farlane, 1892), zwischen glattsamigen und runzligen Erbsensippen, zwischen gewöhnlichem Mais und Zuckermals, zwischen *Oenothera*-Sippen nach der Ent-

deckung Renners usw. zeigen das klar. Nicht anders verhalten sich gewiß auch die Karotine führenden Chromoplasten.

Man sieht, die Plastiden haben in genetischer Hinsicht ihre Autonomie verloren — wenn sie sie überhaupt je besessen haben. Das unterscheidet sie scharf von symbiontischen Organismen, z. B. den Zoochlorellen der Hydren.

Nun liefern gerade die Chloroplasten zahlreiche und sehr bekannte Beispiele für das Auftreten von Eigenschaften, die wir nicht durch Genomwirkung erklären können. Damit begeben wir uns aber auf ein Gebiet, wo der Menge sichergestellter Tatsachen noch keine in jeder Hinsicht sichergestellten Erklärungen gegenüberstehen. Wir beginnen mit den Fällen, wo zur Erklärung Plastiden angenommen werden müssen, die ihren einmal gegebenen Zustand unabhängig von Kern und Plasma beibehalten.

1909 wurde durch Baur das anatomische und genetische Verhalten der Periklinalchimären aus weißem und grünem Gewebe bei *Pelargonium zonale* bekannt. Ich brauche nicht auseinanderzusetzen, wie wir hier entweder einen dickeren oder dünneren Mantel von grünem Gewebe über einem Kern von weißem finden, oder einen Mantel von weißem über einem Kern von grünem, so daß wir einen *status albotunicatus* und einen *status albonucleatus* unterscheiden können; ebensowenig, wie die Verhältnisse am Vegetationspunkt¹⁾ liegen, und wie der Mantel durchbrochen oder der Kern verdrängt werden kann, wobei dann rein weiße und rein grüne Äste entstehen.

Solche einfarbigen Äste an Periklinalchimären geben bei Selbstbestäubung nur ihresgleichen, weil die subepidermale Gewebeschicht ausschließlich die Keimzellen bildet und entweder rein grün oder rein weiß ist.

Aus demselben Grunde richtet sich die Nachkommenschaft der bunten, albotunikaten oder albonukleaten Teile nach dem Verhalten der subepidermalen Zellschicht, wenn sie durch Selbstbefruchtung entstanden ist. Ist die Schicht weiß, so sind es auch die Sämlinge, wie bei dem ganz weißen Ast; ist sie grün, so sind es auch, wie beim ganz grünen Ast, ihre Nachkommen. Neue Periklinalchimären gehen nur aus weiß- und grünbunten Sämlingen hervor.

¹⁾ Ich halte die Einwände, die Konrad Noack (1922 u. f.) gegen Baur's Auffassung vom entwicklungsgeschichtlichen Standpunkt aus erhoben hat, nicht für stichhaltig.

Nach Baur entstehen die bunten Sämlinge, wenn Keimzellen ungleichen Verhaltens zusammenkommen, also wenn eine „weiße“ Eizelle einer albotunikaten Pflanze oder eines ganz weißen Astes durch den generativen Kern eines „grünen“ Pollenkornes befruchtet wird, das von einer normalen oder einer albonukleaten Pflanze oder einem grünen Ast stammen kann. Dasselbe kommt heraus, wenn eine „grüne“ Eizelle durch den Spermakern eines „weißen“ Kornes befruchtet wird. Baur hat daraus geschlossen, daß bei *Pelargonium* mit dem generativen Kern aus dem Pollenschlauch auch junge, weiße oder grüne Plastiden, ins Eiplasma übertreten, die sich bei ihrer weiteren Entwicklung dem Einfluß des Kopulationskernes und des Eiplasmas entziehen, also unverändert bleiben. In der Zygote werden dann nach der Befruchtung die Plastiden für „grüne“ und „weiße“ Chlorophyllkörner nebeneinander zu liegen kommen. Sie werden später während der Entwicklung des Embryos und der Pflanze durch die Zellteilungen ungleich verteilt, so, daß schließlich das Mosaik aus ganz weißen und ganz grünen Zellen herauskommt, aus dem dann in bekannter Weise wieder die Periklinalchimären entstehen. Ergebnisse, die im wesentlichen die gleichen sind, wie die Baur's bei *Pelargonium* sind auch bei anderen Objekten erhalten worden, die aber nicht Periklinalchimären sind, sondern nur ein Mosaik aus grün und weiß darstellen, so von Ikeno bei *Capsicum*, besonders auch von Renner bei *Oenothera*.

Die Vorstellung eines Plastidenübertrittes mit dem Spermakern ins Ei leuchtet außerordentlich ein. Ihre Wahrscheinlichkeit hat wesentlich zugenommen, seit Ruhland und Wetzl (1924), einer leider nur hingeworfenen Bemerkung Lidforss (1909) nachgehend, in der generativen Zelle im Pollenschlauch von *Lupinus* mit Hilfe des Fluoreszenzmikroskopes ganz winzige, aber etwas Chlorophyll führende Plastiden in sehr großer Zahl nachgewiesen haben. Wenn auch schon vorher kaum an der Anwesenheit von Plastiden im Pollenkorn und Pollenschlauch gezweifelt werden konnte, so war nun gezeigt, daß sie auch ergrünen, folglich wohl ganz normal sein können.

Am hübschesten wäre freilich, wenn es gelänge, den Übertritt der Plastiden zytologisch zu beweisen. Seit Schimper (1883) wissen wir, daß in der Eizelle wirklich solche vorhanden sind. Nach seiner bekannten Abbildung von *Hyacinthus non-scriptus* ist ihre Zahl auch nicht übermäßig groß, und es ließe sich vielleicht hier oder in ähnlichen Fällen nach der Befruchtung eine Zunahme der Zahl nachweisen, die nicht auf Teilung beruhte. Die Teilung der Plastiden wird ja, hier wie

überhaupt, der Zellteilung nachfolgen. Versuche von Renner (1924), den Übertritt von Pollenplastiden in die Eizelle bei *Oenothera*, wo ein solcher nach seinen Versuchen auch anzunehmen ist, direkt zu sehen, sind leider nicht geglückt.

So einleuchtend die Erklärung Baur's ist, so bestehen doch noch gewisse Schwierigkeiten, auf die kurz hingewiesen werden mag. Eine nähere Überlegung läßt daran zweifeln, ob das tatsächlich beobachtete Mosaik durch die angenommenen inäqualen Zellteilungen als Spiel des Zufalls zustande kommt.

Wir gehen von einer bestimmten Zahl und einem gegebenen Verhältnis von weißen und grünen Plastiden in der Eizelle aus. Wir lassen ferner die beiderlei Plastiden und die verschiedenen grünen, bunten und gemischten Zellen sich gleich rasch teilen, endlich die beiderlei Plastiden in gleicher Gesamtzahl, im einzelnen aber nach dem Zufall in die Tochterzellen übergehen. Es sind das alles Annahmen, die im wesentlichen zutreffen müßten. Würden z. B. die weißen Plastiden sich langsamer vermehren als die grünen, so müßte man in den Zellen größerer weißer Flecke viel weniger Plastiden finden, als in den grünen Zellen. Und würden sich die weißen Zellen weniger rasch teilen, als die grünen, so müßten die Mosaikblätter noch viel auffälliger deformiert sein, als sie es in der Tat sind. Jedenfalls gibt es genug Fälle, in denen mit der Mosaikbildung überhaupt keine merkliche Störung der Form verbunden ist.

Mit obigen Voraussetzungen rechnend, finden wir, daß rein grüne und rein weiße Zellen relativ später und seltener auftreten sollten, als es tatsächlich der Fall ist, und daß gemischte Zahlen sehr viel häufiger vorkommen müßten.

Nehmen wir z. B. sechs gesunde und sechs kranke Plastiden in der Eizelle an, was wohl sehr wenig ist, so ist erst nach dem neunten Teilungsschritt je eine ganz grüne und eine ganz weiße Zelle zu erwarten; der Rest von mehr als fünfhundert Zellen muß noch grüne und weiße Plastiden in allen möglichen Mischungsverhältnissen zeigen. Steigt die Zahl der Plastiden, so sinkt die Wahrscheinlichkeit für das Auftreten homogener Zellen sehr rasch. Sind in der Eizelle die beiden Sorten in verschiedener Menge vorhanden, so sind natürlich die Chancen für das Auftreten von Zellen mit nur einer Art Plastiden zugunsten der einen Sorte verschoben. Im wesentlichen bleibt aber alles gleich.

Je feiner das Mosaik ist, desto größer werden die Schwierigkeiten, sein Zustandekommen durch inäquale Teilungen zu verstehen, auch

wenn man gleitendes Wachstum zu Hilfe nimmt. Man findet aber nicht selten selbst einzelne grüne Zellen rings umgeben von lauter weißen und umgekehrt weiße, rings von grünen umgeben! Wie kommt das durch inäquale Zellteilung zustande?

Wenn also das Mosaik überhaupt auf dem Wege entsteht, daß die befruchtete Eizelle schon die zweierlei Plastiden enthält, so werden wohl weitere Faktoren beteiligt sein, die dem Spiel des Zufalls entgegenarbeiten. Es müssen außerhalb der Plastiden Einflüsse wirken, die auf eine rasche Scheidung in rein grün und rein weiß hinarbeiten.

Einen Fingerzeig in dieser Richtung könnte das Verhalten des *status albocinctus* der *Veronica gentianoides* geben (1920). Hier sind die Blätter, auch noch die des Kelches, weißrandig. Sie erinnern dadurch im Aussehen an die weißrandigen Pelargonien. Die Pflanze hat aber keine weiße Haut, wie die Periklinalchimären, sondern es ist nur der Blattrand mehr oder weniger breit weiß. Auch die Fruchtblätter verhalten sich offenbar so; infolgedessen sind die Samenanlagen ebenfalls völlig weiß, während sie bei den normalen Pflanzen derselben Art ausgesprochen (hell) grün sind. Danach müßte man nach der Analogie mit *Pelargonium* und *Mirabilis* erwarten, daß die Nachkommenschaft hier auch rein weiß wäre. Durch Selbstbefruchtung eine solche zu erhalten, ist nun infolge der vollkommenen Selbststerilität nicht möglich. Bestäubt man aber den *status albocinctus* mit dem Pollen der normalgrünen Pflanzen, so sind die Sämlinge weder rein weiß, wie bei *Mirabilis*, noch wenigstens zum Teil bunt, wie bei *Pelargonium*, sondern alle ganz grün, ebenso jene, die man durch Bestäubung der normalen Individuen mit dem Pollen des *status albocinctus* erhält.

Leider läßt sich, eben infolge der Selbststerilität, nicht im einzelnen entscheiden, warum die rein weißen Samenanlagen des *status albocinctus* ganz gesunde grüne Sämlinge geben. Es könnten die Leukoplasten in der Eizelle schon vor der Befruchtung wieder gesund werden, oder sie könnten durch den Einfluß des Spermakernes oder dessen, was eventuell noch mit ihm übertritt, normal werden. Immerhin lehrt das Verhalten des *status albocinctus*, daß man nicht ohne weiteres und in allen Fällen mit dem Schema: „weiße“ Eizelle + „grüner“ Spermakern = weißer Embryo oder, bei Übertragung von Plastiden mit dem Spermakern, = bunter Embryo auskommt.

Schließt sich das Verhalten der Plastiden in allen Fällen von *Albounicatio* noch eng an die Übertragung von Symbionten an, so

sind wir in anderen gezwungen, die Ursache der Buntheit im Zustand des Plasmas zu suchen, in dem die Plastiden liegen, und eine direkte Übertragung von solchem Plasma, zum mindesten durch das Ei, anzunehmen.

Der erste genauer untersuchte Fall, der zum Vorbild eines ganzen Typus von Buntheit geworden ist, wurde gleichzeitig mit den Periklinalchimären Baur's für den weiß- und grünbunten Zustand der *Mirabilis Jalapa* als *status albomaculatus* (1909 a, b) beschrieben. Der ganze über der Erde befindliche Teil der Pflanze stellt ein Mosaik grüner und weißer Flecken dar, das sehr fein bis ganz grob sein kann. In den Zellen der weißen Teile sind die Plastiden zwar vorhanden, aber jung fast, alt ganz farblos und dann degeneriert.

Die Blüten rein weißer Äste des Mosaiks geben, wie immer sie auch bestäubt werden mögen — mit dem Pollen von weißen, bunten oder grünen Ästen bunter oder mit dem ganz grünen Pflanzen —, ausschließlich nicht lebensfähige Nachkommen. Nur durch Pfropfen auf grüne Sämlinge lassen sich diese, ohne zu ergrünen, am Leben erhalten und geben dann günstigenfalls auch einige taugliche Früchtchen. Die Blüten rein grüner Äste bringen dementsprechend, gleichgültig, woher der Pollen stammt, ausschließlich rein grüne Sämlinge hervor. Auch die folgenden Generationen bleiben ganz homogen grün. Bunte Äste dagegen geben außer völlig bleichen und ganz grünen Sämlingen auch noch bunte Mosaikpflanzen.

Es handelt sich also bei den ganz weißen und ganz grünen Ästen um rein mütterliche Übertragung, und es liegt natürlich nahe, diese Ergebnisse auch auf die bunten Äste zu übertragen, so, daß man annimmt, das Mosaik erstrecke sich auch auf die Eizellen, von denen es dann „grüne“ und „weiße“ gäbe. Nur die bunten Sämlinge der bunten Äste stellen wieder ein besonderes Problem dar.

Diese bunten Sämlinge, die man bei Selbstbefruchtung bunter Äste erhält, könnten an sich sehr gut, wie bei *Pelargonium*, durch die Vereinigung rein grüner und rein weißer Keimzellen entstanden sein, wenn sich das Mosaik auch über die einzelne Blüte erstreckt, was nicht bezweifelt werden kann. Bestäubt man aber die Blüten rein weißer Äste mit dem Pollen rein grüner Äste oder mit dem ganz grünen Pflanzen, so ist, wie wir oben sahen, die Nachkommenschaft stets rein weiß. Umgekehrt geben die Blüten rein grüner Äste oder ganz grünen Pflanzen mit dem Pollen der Blüten rein weißer Äste ausschließlich ganz grüne Nachkommen. Bunte Sämlinge treten weder im einen noch

im andern Fall auf, wie es bei *Pelargonium* der Fall ist. Bei *Mirabilis* kann also die Buntheit nicht durch den Übertritt von gesunden oder kranken Plastiden mit dem Spermakern in die Eizelle erklärt werden. Ja, es treten offenbar überhaupt keine über, wenn ihr Verhalten dem jener von *Pelargonium* entspricht. Die Buntheit muß von vornherein in der Eizelle gegeben sein.

Einen weiteren, noch schlagenderen Beweis hierfür liefert aber der *status albomaculatus* des *Taraxacum officinale* (1922). Bei dieser Pflanze bringt die unbefruchtete (diploide) Eizelle, wie allbekannt, apogam den Embryo hervor. Die Nachkommenschaft bunter Köpfchen besteht, genau wie bei *Mirabilis*, aus ganz grünen, am Leben bleibenden Keimlingen, aus verblassenden, rasch absterbenden, und aus wieder bunten, die je nach der Menge Grün, die sie enthalten, kräftiger oder schlechter wachsen. Ja, hier läßt sich, freilich nur mühsam, noch des Genaueren zeigen, wo in den bunten Köpfchen jene Früchtchen sitzen, die wieder bunte Nachkommen geben, nämlich vorwiegend an der Grenze der weißen und grünen Areale auf dem Fruchtboden.

Umgekehrt darf man dann wohl überall da, wo das Mosaik der Fruchtknoten schon über das Verhalten der Sämlinge entscheidet, z. B. bei dem *status albomaculatus* des *Senecio vulgaris* (1922), dasselbe Verhalten wie bei *Mirabilis* und *Taraxacum* annehmen, also Übertragung der Buntheit ausschließlich durch die Mutter.

Wie haben wir uns die Eizellen, aus denen die bunten Nachkommen vom *albomaculatus*-Typus hervorgehen, vorzustellen? Wir könnten annehmen, schon die Eizellen wiesen ein Gemenge „weißer“ und „grüner“ Plastiden auf. Für die entwicklungsmechanischen Fragen, die an das weiß-grüne Mosaik anknüpfen, ist es wohl gleichgültig, ob das Gemisch erst durch die Befruchtung entsteht, oder ob in der Eizelle schon von vornherein die zweierlei Plastiden vorhanden sind; die Schwierigkeiten bleiben die gleichen. Dagegen scheint mir das Zustandekommen der bunten Eizellen mit ihren beiderlei Plastiden schwieriger vorstellbar, wenn wir, wie bei *Mirabilis* usw., rein mütterliche Übertragung annehmen müssen. Einzelne Zellen müßten hier ihren gemischten Zustand von der Eizelle der einen Generation bis zu der Eizelle der anderen beibehalten. Man wird dann aber erwarten dürfen, solche gemischte Zellen nicht nur in der generativen Region zu finden, sondern sie auch nicht gar zu selten in den vegetativen Teilen an der Grenze grüner und weißer Mosaikflecke nachweisen können, um so mehr, wenn man bedenkt, auf wie viele vegetative Zellen erst eine Eizelle kommt.

In Wirklichkeit sind aber solche Zellen mit zweierlei Chloroplasten nur relativ selten, bei wenigen Arten und dann meist nur einzeln, gefunden worden. Bei *Primula sinensis* sah sie Gregory (1915) in ganz jungen Stadien der bunten Blätter, im ausgewachsenen Blatt nicht mehr. Funaoka (1924) fand sie bei *Stellaria media* relativ häufig, bei *Senecio vulgaris* nur selten. Bei *Mirabilis Jalapa* habe ich sie eifrig, aber stets vergeblich gesucht.

Diese Tatsache läßt des weiteren daran zweifeln, ob bei *Mirabilis* und in ähnlichen Fällen überhaupt das tatsächlich beobachtete Mosaik durch die angenommenen, inäqualen Zellteilungen aus einer Eizelle mit gemischten, „weißen“ und „grünen“ Plastiden hervorgeht.

Statt die primäre Ursache der Buntheit in die Chloroplasten zu verlegen und anzunehmen, die gesunden grünen und die kranken weißen Plastiden lägen in einem dafür indifferenten Plasma, könnte man die Ursache im Plasma suchen, das in zwei Zuständen vorkäme, einem gesunden, in dem die Chloroplasten ergrünen, und einem „kranken“, der sie nicht ergrünen läßt. Diese Annahme würde das Fehlen „gemischter“ Zellen, vor allem im ausgewachsenen Gewebe, verstehen lehren, weil sich immer das Verhalten aller Plastiden nach dem Zellplasma richten würde. Daneben ließen sich einzelne, je nach dem spezifischen Plasma häufigere oder seltenere Ausnahmen wohl erklären.

Die Vorstellung müßte aber wohl darauf verzichten, das Mosaik des fertigen Zustandes auf ein Mosaik in einer Zelle zurückzuführen. Wenn wir auch zweierlei Plasmen in der Ausgangszelle annehmen könnten, eine inäquale Verteilung derselben, entsprechend der der beiderlei Chloroplasten, ist zu unwahrscheinlich; es müßte zu bald eine Mischung eintreten.

Dagegen könnte das Plasma der embryonalen Zellen (bei solchen *albomaculata*-bunten Pflanzen) in einem labilen Zustand sein, fähig, den gesunden oder den kranken Zustand anzunehmen¹⁾, wobei Ursachen, die wir als „Zufall“ bezeichnen, den Ausschlag geben dürften (1922). Das Genom würde nicht geändert; eine Zelle aber, die einmal in einem oder anderem Sinne differenziert wäre, behielte ihr charakteristisches Plasma bei (etwa wie ein *Hedera*-Blütenproß oder ein *Araucaria*-Seitenast sein Verhalten festhält). Sie kann und wird sich noch teilen; je nachdem

¹⁾ Eine ähnliche Vorstellung haben sich schon Stomps (1917) und Konr. Noack (1922), dieser für die Periklinalchimären von *Pelargonium*, gebildet, ich halte sie aber hier (für die Vegetationspunkte der Chimären) nicht für berechtigt.

die Entscheidung über sie früher oder später, hier oder dort, ferner oder näher vom definitiven Zustand des Organes, fällt, wird sie ein größeres oder kleineres Stück weißen oder grünen Gewebes geben, von ganzen Ästen bis herab zu einzelnen Zellen.

Die rein mütterliche Übertragung fände durch das Plasma statt, (das ja dauernd verändert ist) und gäbe ganz grüne und ganz weiße Sämlinge. Plastiden, die mit dem Spermakern übertreten sollten, würden sich nach dem Eiplasma richten und je nach diesem gesund oder krank werden. Es könnten also recht gut auch bei *Mirabilis* mit dem Spermakern Plastiden in die Eizelle übertreten, etwa in eine „weiße“ „grüne“; es ließe sich das nur nicht nachweisen, weil sie in dem „weißen“ Eiplasma kein Chlorophyll bilden würden. Die bunten Sämlinge aber gingen aus Eizellen hervor, die noch im labilen Zustand wären (wozu ihre Stellung im Mosaik bei *Taraxacum* und *Senecio* stimmen würde): schon nach einer der ersten Teilungen des Embryo könnte dann eine Entscheidung und damit ein sauberes Mosaik zustande kommen.

Wenn alle Nachkommen bunt sind, wie bei *Humulus japonicus albomaculatus* nach Winge (1919), müßten alle Eizellen den labilen Zustand behalten.

Ich habe bisher diese Erklärung für das Zustandekommen der *Albomaculatio* für wahrscheinlicher gehalten, als die durch ein Gemisch gesunder und kranker Plastiden und dessen Zerlegung durch inäquale Zellteilungen. Wir kennen nämlich eine ganze Menge von Fällen, wo die Weißbuntheit überhaupt nicht darauf beruhen kann, daß in der befruchteten Eizelle schon die beiderlei Plastiden vorhanden sind. Das sind die richtig erblichen *albomarginata*-, *albomarmorata*-, *albopulverea*- und *albovariabilis*-Sippen, bei denen die Buntheit durch mendelnde Gene bedingt wird. Das Aussehen ist dann freilich zum Teil etwas anders. Bei den *albomarginatae* ist nur der Blattrand stark bunt, bei den *albomarmoratae* und besonders den *albopulvereae* ist das Mosaik oft feiner, als es bei dem *status albomaculatus* zu sein pflegt. Im wesentlichen ist der anatomische Bau aber der gleiche. Speziell läßt sich auch hier eine auffällige Scheidung in schwächer und stärker bunte oder ganz grüne Sektoren beobachten. Und trotzdem können hier die Eizellen kein Gemenge verschiedenartiger Plastiden enthalten. Solche von grünen und solche von weißen Mosaikflecken geben dieselbe, eine bunte Nachkommenschaft. Nur können bei derselben Spezies verschieden stark bunte Sippen vorkommen, z. B. bei *Lunaria biennis albomarginata* — hier neben einer sehr auffälligen Abhängigkeit

von der Temperatur —, oder es hat die Selektion eine Wirkung bei *Capsella Bursa pastoris alboriabilis* (1919). Oder das Mosaik wird ziemlich spät sichtbar; bis dahin ist die Pflanze dann grün oder fast grün. Bei der typischen *Capsella Bursa pastoris* sind die Kotyledonen der jungen Embryonen schön grün, im reifen Samen sind sie farblos und bei der Keimung werden sie wieder grün. Es gibt hier also zwei grüne Stadien, zwischen die sich ein farbloses einschleibt. Bei der erblich weißbunten Sippe *alboriabilis* sind die Kotyledonen auf dem ersten Stadium homogen grün; erst auf dem dritten tritt das oft außerordentlich starke weißbunte Mosaik auf. Bei *Ipomoea imperialis albomarmorata* sind die Kotyledonen bunt, oft sehr stark, das erste Laubblatt wenig, zuweilen fast gar nicht oder gar nicht, die folgenden Blätter wieder mehr und mehr. Es sind auch hier Einflüsse im Spiel, die, außerhalb des Organes liegend, den Grad der Buntheit bestimmen.

Fassen wir zusammen, was wir über das Verhalten der Chloroplasten bei weiß-grünen Mosaiken wissen. Auf der einen Seite haben wir Fälle, wo alles dafür spricht, daß eine direkte Übertragung von Plastiden, gesunden und kranken, auch mit dem Spermakern stattfindet, und der Ausgangspunkt eine befruchtete Eizelle mit zweierlei Plastiden ist, die sich wie symbiontische Organismen verhalten. Auf der anderen Seite finden wir Fälle, wo es sich nur um echte Vererbung handeln kann; in der (befruchteten) Eizelle ist ein mendelndes Gen vorhanden, das die Buntheit bedingt. Dazwischen stehen jene Fälle, bei denen es wahrscheinlich ist, daß ein krankhafter Zustand des Zellplasmas direkt weiter gegeben wird, der das Ergrünen der Plastiden verhindert. Die Buntheit erhält sich dann durch einen ebenfalls direkt übertragenen labilen Zustand des Plasmas.

Das Merkwürdige und, in meinen Augen, Unbefriedigende daran ist, daß diese drei ganz verschiedenen Ausgangsstadien alle entwicklungsgeschichtlich zu einem Mosaik führen, das im Aussehen und im anatomischen Bau im wesentlichen völlig identisch ist und deshalb eigentlich dasselbe, einheitliche Ausgangsstadium verlangt¹⁾.

¹⁾ Wenn Küster versucht hat, auch die Scheckung durch Anthozyan, die so viele Blätter zeigen, durch inäquale Zellteilungen zu erklären, so liegt auch dieser Annahme die Tatsache zu Grunde, daß rote oder grüne Flecken sich, wie weiße oder grüne, zum Teil leicht auf die Teilungen einer Zelle oder einer Zellgruppe zurückführen lassen. Wie diese Mutterzellen der Flecke entstehen, ist hier wie dort gleich fraglich. Jedenfalls können auch hier genetische Fak-

Damit können wir das Problem der Übertragung von Plastiden verlassen und uns einer anderen Seite der Frage zuwenden, warum die beiden reziproken Verbindungen verschieden ausfallen können: zu der Nachwirkung der Chromosomengarnitur der Eltern — in den bekannten Fällen der Mutter, über die Befruchtung hinaus — auf den neuen Organismus.

2. Nachwirkungserscheinungen des mütterlichen Genoms.

Zunächst wird man an einen Einfluß der großen Menge Ernährungsmaterials denken, das ausschließlich von der Mutter herrührt, wie das z. B. Herbst getan hat. Solch ein Einfluß wäre dann nur vorübergehend und würde ausschließlich den Phaenotypus treffen. Die Stoffmenge könnte aber nur dann so wirken, wenn sie mehr auf das Genom, das der Mutter gehört, oder nur darauf abgestimmt wäre. Es ließe sich z. B. annehmen, daß in dem Eiplasma Stoffe in zu geringer Menge vorhanden seien, die für die Ausbildung einer Eigenschaft nötig wären, die in dem väterlichen Genom vertreten ist und eigentlich dominieren sollte. Die Mutter hätte diese Stoffe für ihre Eigenschaft nicht, oder weniger davon, nötig.

Wie das gemeint ist, zeigt am besten ein Beispiel, das wir Bastardierungsversuchen mit Levkojen entnehmen (1900). Die einen, weiß oder schwefelgelb blühenden Elternsippen haben Samen, durch deren dünne, fast farblose Haut die rein gelben Kotyledonen des Embryo durchscheinen, die also gelb sind. Bei den anderen, violettblühenden Elternsippen ist die Epidermis der Kotyledonen (durch Aleuronkörner) blau gefärbt, und gibt, zusammen mit der bräunlichen, durchsichtigen Schale, den Samen einen blauschwärzlichen Ton. Da die blaue Farbe der Kotyledonen dominiert, sehen die Samen, die man durch wechselseitige Bastardbestäubung erhält, auch blau aus. Es war aber, wenigstens bei Verwendung bestimmter Sippen, ein deutlicher Unterschied zwischen den reziproken Verbindungen vorhanden, der durch Herausschälen der Embryonen aus der Schale noch deutlicher wurde¹⁾.

toren mitspielen. Die Individuen mit gefleckten und die mit ungefleckten Blättern des *Arum maculatum* gehören, wie Vererbungsversuche zeigen, verschiedenen Sippen an, wenn auch der Phaenotypus der gefleckten weitgehend von Außenfaktoren abhängig ist.

¹⁾ Für die Versuche wurde seinerzeit einerseits eine violette „*Matthiola incana*“ verwendet, die im botanischen Garten zu Tübingen kultiviert wurde und immer erst im zweiten Jahr nach der Aussaat blühte, andererseits eine „beste eng-

Bei den Keimen, die aus der Verbindung weiß ♀ + violett ♂ hervorgingen, schwankte die Farbe zwischen einem annähernd reinen Gelb und einem tiefen Blau, während bei den Keimen, die der Verbindung violett ♀ + weiß ♂ entsprungen waren, annähernd rein gelbe Keime nicht vorkamen, und dunkelblaue entschieden häufiger waren, so daß sich diese Ernte kaum von der unterscheiden ließ, die durch Selbstbefruchtung des violetten Elters erhalten worden war. Die Keime glichen also in der Farbe im Durchschnitt mehr der jeweiligen Mutter als dem Vater. Dem Genotypus nach sind sie ganz gleich, und in F_2 ist deshalb auch jeder Unterschied verschwunden. Ich hatte zur Erklärung angenommen, daß die Bastardembryonen, die auf der weißblühenden, gelbsamigen Pflanze reifen, das Material, das zur Ausbildung des blauen Farbstoffes nötig ist, nicht in derselben Menge geliefert bekämen, als die, die auf der violettblühenden, blausamigen Pflanze reifen.

Im Grunde dasselbe sind jene Verschiedenheiten reziproker Bastarde, die dadurch zustande kommen, daß die Entfaltung jeder Anlage offenbar eine gewisse Zeit erfordert, die je nach der Eigenschaft, um die es sich handelt, sehr verschieden lang sein kann. Das ist ja bei all den Vorgängen, die sich zwischen das Gen im Kern und das sichtbare Merkmal einschieben, von vornherein nur wahrscheinlich. So können Eigenschaften, die sich nach der Reduktionsteilung schon am Haplonten zeigen sollten, fehlen, und an ihrer Stelle solche auftreten, die noch dem Diplonten angehören; oder es kann umgekehrt die Zygote noch rezessive Merkmale eines der Eltern zeigen, das dann wohl nur die Mutter sein kann. In beiden Fällen braucht die neue Chromosomen-garnitur eben Zeit, um sich erkennbar zu machen, und währenddem gehen die Vorgänge, die von der alten Garnitur eingeleitet worden sind, noch weiter.

So ist es gewöhnlich (oder immer), wenn die Farbe der Pollenkörner durch einen Gehalt an Anthozyan bedingt wird. Rotblühende Sippen, z. B. von *Epilobium angustifolium* oder *Papaver Rhoeas* (1902),

lische Sommer-Levkoje mit Lackblatt“, weiß und gelb, deren Samen von Haage & Schmidt aus Erfurt bezogen worden waren. Ich gebe das hier an, weil ich bei Wiederholung der Versuche mit einer weißen, gelbsamigen und einer violetten, blausamigen Sommerlevkoje, die beide behaart waren, keinen Unterschied zwischen den beiden reciproken Verbindungen finden konnte. Die Sippenzugehörigkeit spielt also bei diesen Versuchen eine entscheidende Rolle.

und blaublühende, z. B. von *Geranium pratense*, haben einen graugrünen bis grünlich blauvioletten Pollen, die weißblühenden Sippen derselben Spezies einen farblosen, der nur durch die Exine gelblich gefärbt sein kann. Da für die Bastarde zwischen den anthozyanhaltigen und anthozyanfreien Sippen die Spaltungsregel gilt — was sich leicht zeigen läßt —, so müssen ihre Pollenkörner teils das Gen für Farbstoffbildung enthalten, teils muß es ihnen fehlen. Man dürfte bei ihnen also zweierlei Pollenkörner erwarten, gefärbte und farblose. In Wirklichkeit sind aber alle gefärbt. Die Farbstoffbildung ist offenbar schon in den noch diploiden (an sich farblosen) Pollenmutterzellen eingeleitet und tritt erst im Plasma der haploiden Pollenkörner voll auf, gleichgültig, ob diese selbst in ihren Kernen das Gen für Farbstoffbildung besitzen oder nicht.

Ebenso liegt es bei dem von Bateson (1905) untersuchten spalten-den Bastard zwischen einer Sippe von *Lathyrus odoratus* mit länglichen Pollenkörnern und einer Sippe derselben Spezies mit runden Pollenkörnern. Alle Körner sind länglich, obwohl die Hälfte derselben nur mehr das Gen für die rezessive, runde Form besitzt.

Wir beide fanden diese Tatsachen, als wir, bald nach der Wiederentdeckung Mendels, nach einem äußeren Kennzeichen der vollzogenen Spaltung bei Pollenkörnern suchten. Seitdem hat bekanntlich Renner für *Oenothera* (1919) und verschiedene Forscher (Brink, Demerec, Longley) für *Zea Mays* diesen damals vergeblich gesuchten Unterschied für die Beschaffenheit der Stärke (nach Form und Jodreaktion) nachweisen können. Die Merkmale, die das fertige Pollenkorn zeigt, werden also zu sehr verschiedenen Zeitpunkten bestimmt, manche schon vor der Reduktionsteilung, andere erst nach ihr.

So kann es natürlich auch beim Embryo sein, wo im Eiplasma schon vor der Befruchtung allerlei im Gang sein kann, was sich auch nach der Befruchtung noch eine Zeit lang fortsetzt. Sehr bekannt ist die reziproke Verschiedenheit der Seeigelbastarde, die Driesch entdeckt hat. Herbst hat dann experimentell gezeigt, daß die oben gegebene Erklärung zutrifft und damit eine Vermutung bestätigt, die ich früher ausgesprochen hatte.

Solche Differenzen zwischen den reziproken Bastarden sind nur vorübergehend. In der folgenden Generation wirkt dann der neue Chromosomensatz.

Wir kommen nun zu jenen Fällen, wo wir eine dauernde, tiefergreifende Wirkung des Eiplasmas, und damit der Mutter annehmen

müssen, zu der Plasmonwirkung, um diesen ganz neuerdings von Fr. von Wettstein geprägten Terminus zu gebrauchen.

3. Plasmonwirkungen.

Zunächst seien auf zoologischem Gebiet Untersuchungen R. Goldschmidts mit geographischen Sippen des Schwammspinners (1924) hervorgehoben. Die Unterschiede in der Färbung der Raupen zwischen den reziproken Bastardierungen von *Lymantria dispar* (D) und *japonica* (J) mit ihren leuchtend gelben Rückenflecken erklärt er auf doppeltem Wege: einmal rein mendelistisch (mit multiplen Allelomorphen, Dominanzwechsel und Modifikationsfaktoren, was uns hier nicht näher beschäftigen kann) und dann durch einen Einfluß der plasmatischen Umgebung auf die Wirkung der Gene. Ist das Plasma bei zwei Sippen gleich oder doch nur wenig verschieden, so tritt die gewöhnliche Mendel-Spaltung ein; ist es genügend stark verschieden, so zieht das Protoplasma des befruchteten Eies den Phänotypus nach der Richtung seiner eigenen Sippe, obschon die Chromosomengarnitur stets die gleiche ist.

Das sehr abweichende Aussehen der doppelreziproken Kreuzungen $[(D + J) \times (J + D)]$ und $[(J + D) \times (D + J)]$ zwingt aber zu einer weiteren Annahme. Hier muß noch ein Unterschied im Plasma des befruchtenden Spermatozoon hinzukommen, wie hier leider nicht im einzelnen ausgeführt werden kann. Diese zweite Annahme geht über das hinaus, was die gleich zu besprechenden botanischen Ergebnisse nötig machen. Goldschmidt selbst will sich noch nicht auf die eine oder andere Erklärung (nur mendelnde Gene oder Gene + Plasma) festlegen; er erörtert auch die Möglichkeit, daß beide zugleich gelten könnten, und erwartet von weiteren Versuchen die Entscheidung.

Wenn wir von Jones' (1912) Angaben für die Bastarde zwischen *Digitalis purpurea* und *grandiflora* absehen, verdanken wir die ersten zuverlässigen botanischen Tatsachen in neuerer Zeit einerseits Lehmann (1918), anderseits Renner und Kupper (1921). Sie betreffen gewisse *Epilobium*-Arten und wurden außer von ihren Entdeckern selbst von deren Schülern, vor allem Schwemmle (1924) und Geith (1924), ferner von Åkermann weiter verfolgt. In jüngster Zeit (1927) sind eingehende Untersuchungen von Lehmann und Schwemmle erschienen. Die reziproke Verschiedenheit der Bastarde wurde nur (oder fast nur) beobachtet, wenn eines der Eltern *Epilobium hirsutum* oder *E. parviflorum* war. Es sind das zwei Spezies, die sich wohl ziemlich nahe stehen (Linné sah noch in *E. parviflorum* eine Varietät des

E. hirsutum). Reziproke Bastarde, bei denen sie nicht beteiligt waren, waren ununterscheidbar.

Die Matroklinie zeigt sich in der Blattbreite, der Verzweigung und besonders in dem Verhalten der Stengelspitze (aufrecht oder nickend), in den Blumenblättern, den Antheren. Außerdem gelangen die reziproken Bastardierungen ungleich leicht, und die Bastarde selbst fruchten verschieden gut. So sind bei *Epilobium parviflorum* ♀ × *roseum* ♂ Petalen und Antheren stark reduziert, und die Pflanzen sind völlig steril. Bei *Epilobium roseum* ♀ × *parviflorum* ♂ können dagegen die Blumenblätter relativ groß, die Antheren fertil und der Samenansatz gut sein. Das ist aber nur bei Verwendung gewisser *roseum*-Sippen der Fall; stammen die Mutterpflanzen von anderen Sippen, so können zwar die Blumenblätter und Antheren normal ausgebildet, die Kapseln aber fast steril sein, oder die Blumenblätter und die Antheren sind auch stark reduziert, so daß der Unterschied der reziproken Verbindungen in diesen Punkten verschwunden ist. Hinsichtlich der vegetativen Merkmale hat die *roseum*-Sippe als solche keine Bedeutung. (Dient das *Epilobium roseum* als Vater, so spielt die Sippenzugehörigkeit überhaupt keine Rolle.)

Renner und Kupper hatten schon die verschiedene Konstitution des mütterlichen Plasmas zur Erklärung herbeigezogen, wobei sie wenigstens für einen Teil der Erscheinungen darauf Gewicht legten, daß das Plasma der einen Art kein günstiges Substrat für die Entwicklung der Anlagen, des Genoms, der andern Art sei. Z. B. sind die aufrechte Stengelspitze bei *Epilobium hirsutum*, die nickende bei *E. roseum* durch Gene bedingt. Im *roseum*-Plasma kann sich aber das betreffende *roseum*-Gen besser entfalten, und die Verbindung *roseum* ♀ + *parviflorum* ♂ hat deshalb nickende Stengelspitzen; im *parviflorum*-Plasma ist dieses Gen gehemmt, und der Bastard *parviflorum* ♀ × *roseum* ♂ nickt kaum, ist also ähnlicher der Mutter *E. parviflorum*. Renner und Kupper führen die Unterschiede in den Kronblättern und in der Fertilität nur auf mangelhafte Eingewöhnung des *roseum*-Genoms im *parviflorum*-Plasma zurück. Schweinle nimmt hier eine etwas abweichende Haltung ein; nach seinen Erfahrungen mit den verschiedenen *roseum*-Sippen sind diese Unterschiede in den Genomen durch Hemmungsfaktoren bedingt, die sowohl durch die männlichen als die weiblichen Keimzellen übertragen werden, sich aber erst bei dem Zusammentreffen des Plasmas mit dem Spermakern bemerkbar machen. Sie werden durch das jeweilige mütterliche Plasma deutlich

beeinflußt, und zwar wieder je nach der *roseum*-Sippe verschieden stark. Die Plasmawirkung wird durch die Faktoren im Kern ausgebildet und stimmt in ihrer Stärke mit diesen überein.

Andere Versuche, die Renner mit *Oenotheren* angestellt hat, haben ihn sehr auffallende Unterschiede der reziproken Verbindungen hinsichtlich der Färbung der Chloroplasten, aber nur in dieser, kennen gelehrt. Neben dem Zustand der Plastiden, gesund oder krank, in dem sie mit dem Spermakern übertragen werden, spielt ihre Fähigkeit, im fremden Plasma zu ergrünen oder nicht, eine sehr wichtige Rolle.

Auch Dahlgren (1923, 1925) hat beobachtet, daß der Bastard zwischen zwei rein grünen Sippen des *Geranium bohemicum* weiß und grün gescheckt war, gewöhnlich so stark weiß, daß die Sämlinge eingingen. Er erklärt das mit Renner durch den Transport von Plastiden aus dem Pollenschlauch und durch die Unfähigkeit der einen Sorte Plastiden, in dem Plasma der Eizelle zu ergrünen. Es spielt also hier einerseits die direkte Übertragung, andererseits das spezifische Verhalten des Plasma eine Rolle. Letzteres scheint mir das Wichtigere zu sein, und so führe ich Dahlgren's Versuch hier auf und nicht bei der Besprechung der *Pelargonium*-Periklinalchimären.

Die Plastiden normal grüner Pflanzen ergrünen aber zuweilen nach einer Bastardierung überhaupt nicht, auch die der Mutter eigenen nicht. Letzten Endes kann daran nur der Bastard-Chromosomensatz schuld sein, entweder direkt oder auf dem Umweg über das Plasma¹⁾. Das geht also noch über das Verhalten des *Geranium bohemicum*-Bastardes hinaus, wo nur die väterlichen Plastiden im Plasma der Eizelle nicht ergrünen können.

Das stellte sich bei dem Versuch heraus, nochmals den Bastard zwischen *Campanula Medium* und *Campanula mirabilis*²⁾ herzustellen, den

¹⁾ Ich brauche kaum zu bemerken, daß dies Verhalten des Plasmas grundverschieden ist von dem, das wir zur Erklärung der Albomaculatio angenommen haben. Gemeinsam ist nur, daß das Ergrünen von Plastiden verhindert wird. Hier haben wir aber bei den beiden Eltern ein ganz normales, gesundes Plasma anzunehmen, in dem die eigenen Chlorophyllkörner auch normal sind, und das nur fremde Plastiden hemmt; sein Zustand wird vererbt. Dort ist das Plasma anormal, krank, und hemmt die eigenen (spezifischen) Plastiden; sein Zustand wird direkt übertragen.

²⁾ Der von mir verwendete Samen stammte von Haage & Schmidt in Erfurt. Nach dem Resultat meiner Versuche ist es mir fraglich, ob diese *Campanula mirabilis* mit der von Mendel verwendeten identisch ist. Eine Beschreibung der Spezies kenne ich nicht.

Mendel seinerzeit erzeugt hatte, ohne daß etwas über ihn bekannt geworden wäre. Wurde *Campanula Medium* als Mutter verwendet, so gelang die Verbindung ganz leicht; mit der *C. mirabilis* als Mutter erhielt ich nur wenig Samen. In beiden Fällen verhielten sich die Keimlinge aber annähernd gleich; viele Hunderte waren blaßgrün und gingen rasch ein. Am Leben blieb nur ein unzweifelhafter Bastard (und eine reine *Campanula mirabilis*). Immerhin waren die Pflänzchen, bei denen der Bastard-Chromosomensatz im *Medium*-Plasma lag, etwas lebensfähiger als jene, wo er sich im *Mirabilis*-Plasma befand. Die verwendeten Exemplare von *Campanula Medium* gaben bei Selbstbefruchtung, die der selbststerilen *C. mirabilis* bei Inzucht ausschließlich rein grüne Keimlinge.

Ein anderer Formenkreis, der bei der tiefgehenden Analyse durch F. von Wettstein besonders wichtige Ergebnisse geliefert hat (zuletzt 1927), ist die Familie der Funariaceen unter den Laubmoosen. Hier war es nämlich möglich, dieselbe Sippe einer Spezies, der *Funaria hygrometrica*, mit sehr verschiedenen Stufen der „systematischen Hierarchie“ zu bastardieren. Erstens mit einer anderen Form derselben Spezies. Zweitens mit einer anderen, stark verschiedenen Spezies derselben Gattung, mit *Funaria mediterranea*. Drittens mit Arten aus anderen Gattungen derselben Familie. Von diesen steht die eine, *Physcomitrium* mit den Arten *piriforme* und *eurystomum*, der Gattung *Funaria* noch wesentlich näher, als die andere, *Physcomitrella* mit der Art *patens*, die in eine andere Unterfamilie gestellt wird. Man sieht, die Eltern der Bastarde stehen systematisch immer weiter auseinander, sind also immer weniger miteinander verwandt.

Ein ganz besonderer Vorzug des Versuchsmaterials liegt darin, daß es möglich ist, aus der ungeschlechtlichen Phase, der Moosfrucht, durch Regeneration die geschlechtliche (mit dem Chromosomensatz der ungeschlechtlichen, also dem doppelten) zu erhalten. Denn auf diesem Wege war es möglich, die Merkmale des beblätterten Bastardpflänzchens festzustellen, ohne daß durch die Reduktionsteilung bei der Sporenbildung der Chromosomensatz verändert war, und auch dann, wenn der Bastardsporophyt keine keimfähigen Sporen mehr hervorbringt. Ferner gelang es so, die Genome der Arten, die zu den Bastardierungen verwendet wurden, in den verschiedensten Mengenverhältnissen zu gewinnen und zu kombinieren. Es ließ sich also z. B. nicht nur ein Genom von *Funaria hygrometrica* mit einem von *Physcomitrella patens* zusammenbringen, wie es bei der Bastardierung gewöhn-

licher Individuen dieser Arten geschieht. Es wurden auch zwei bis acht Genome der einen Art mit ebenso vielen der anderen vereinigt, oder zwei von *Physcomitrella* mit einem von *Funaria* und zwei bis vier von *Funaria* mit einem von *Physcomitrella*. Es leuchtet von vornherein ein, daß auf diesem Wege die wichtigsten Aufschlüsse über die Bedeutung der Quantitäten der Gene erhalten werden konnten.

Bei der Bastardierung zweier Sippen der Art *Funaria hygrometrica*, die sich in der Form der Blätter und Paraphysen und in der Kapselfärbung erblich unterschieden, waren die reziproken Produkte ganz gleich, und es trat bei der Reduktionsteilung der Sporenmutterzellen in den Bastardkapseln typisches Spalten ein. Hier liegt die reine Wirkung der Genome an sich vor. Das Plasmon, wie F. von Wettstein das „genetische Element des Plasmas“ nennt, ist bei beiden Sippen das gleiche und beeinflußt in keiner Weise (oder vielleicht besser: in der gleichen Weise) die Entfaltung der Gene.

Bei der Art-Kreuzung, *Funaria hygrometrica* ♀ + *mediterranea* ♂ und umgekehrt, zeigt sich schon an den erhaltenen Kapseln eine starke Matroklinie in Stellung, Form, Farbe und Peristomausbildung. Läßt man diese Sporophyten regenerieren, so offenbaren sich auch ganz auffällige Unterschiede zwischen den reziproken Gametophyten, vor allem in der Blattspitze, in der Blattrippe und in der Ausbildung der Paraphysen (wobei natürlich alles gegenüber den haploiden Eltern infolge der Diploidie stark vergrößert ist).

Sehr wichtig ist nun das Verhalten der Gametophyten, die nach der Reduktionsteilung aus den Sporen der Bastardkapseln hervorgehen. Dabei sind die beiden reziproken Verbindungen auseinanderzuhalten, denn der Unterschied zwischen ihnen geht nicht verloren.

Zunächst muß das verschiedene Verhalten der drei oben genannten Merkmale der Gametophyten auffallen. Die Paraphysenform spaltet fast völlig rein heraus; von Matroklinie ist bei ihr nur sehr wenig zu merken. Anders die Blattrippe; sie gleicht stets viel mehr der Mutter. Die Blattspitze endlich zeigt eine deutliche Matroklinie bei großer Variationsbreite, besonders wenn *Funaria hygrometrica* die Mutter war.

F. von Wettstein konnte zeigen, daß die Zahl der untersuchten Pflanzen, je einige hundert in jedem Versuch, nicht so klein gewesen ist, daß die anderen Typen, die beim Spalten ebenfalls hätten entstehen sollen und fehlten, nur zufällig nicht vorhanden gewesen wären. Es konnte auch keine Elimination infolge geringerer Lebensfähigkeit eingetreten sein. So bleibt nur die Annahme übrig, daß die Gene

normal-spalten und sich kombinieren, ihre Wirkung aber durch eine dazukommende Wirkung des Eiplasmas so abgeändert wird, daß das Aussehen der Mutter mehr oder weniger rein herauskommt. Wir haben deshalb für alle Nachkommen aus jenen Kapseln, bei denen *Funaria hygrometrica* die Mutter abgab, das unveränderte *hygrometrica*-Plasmon anzunehmen, für alle Nachkommen der Kapseln, für die *Funaria mediterranea* die Eizellen lieferte, das *mediterranea*-Plasmon.

Ist diese Vorstellung richtig, so muß es unter den Bastardpflänzchen aus Kapseln, die *F. mediterranea* zur Mutter haben, auch solche geben, wo in dem *mediterranea*-Plasma fast alle oder alle *hygrometrica*-Gene stecken; sie sind in denen zu suchen, die der *F. mediterranea* am wenigsten ähnlich sind. Ferner sind unter den Bastardpflänzchen aus Kapseln, deren Mutter *F. hygrometrica* war, auch solche zu erwarten, die die *mediterranea*-Gene im *hygrometrica*-Plasma führen, und zwar unter den der *F. hygrometrica* am wenigsten ähnlichen. Man kann nun solche Individuen als Väter verwenden und sie mit der Elternart, die seinerzeit als ihr Vater gedient hatte und nun die Eizellen liefern muß, zurückkreuzen. Dann müssen die Nachkommen so aussehen, wie diese reine Art, die ursprünglich als Vater gedient hatte. Die Spermatozoen der Bastardpflanzen, die der Mutter am wenigsten ähnlich sind, führen ja der Annahme nach nur das Genom des Vaters, bei der Verbindung *F. mediterranea* ♀ + *hygrometrica* ♂ das *hygrometrica*-Genom, bei *F. hygrometrica* ♀ + *mediterranea* ♂ das *mediterranea*-Genom, und sie befruchten Eizellen (der reinen Arten), wo dasselbe Genom in dem zugehörigen, richtigen Plasma steckt. Von zahlreichen solchen Versuchen gelang bis jetzt nur einer mit einer Bastardpflanze *F. mediterranea* ♀ × *hygrometrica* ♂, die hinsichtlich der Blattspitze der *F. hygrometrica* sehr ähnlich war. Sie blieb mit dem Vater (*F. hygrometrica*) gekreuzt konstant; als Vater mit *F. hygrometrica* als Mutter verbunden brachte sie eine reine *hygrometrica*-Nachkommenschaft hervor. Diese Ergebnisse genügen aber, um zu zeigen, daß wenigstens bei diesem Merkmal jede der beiden Elternarten außer ihrem (verschiedenen) Genom auch noch ein verschiedenes, spezifisches Plasma, eben ihr Plasmon, besitzt. Und was für dies eine Merkmal gilt, trifft wohl auch für die anderen zu, durch die sich die beiden Arten unterscheiden. Nur wirkt das Plasmon bald sehr stark auf das Genom, wie bei der Blattrippe — dann liegt „Antezedenz“ des Plasmons und „Rezedenz“ des Genoms vor —, bald kaum merklich, wie bei den Paraphysen — dann ist das Plasmon „reze-

dent“, das Genom „antezedent“ —, bald wirken beide deutlich zusammen, wie bei der Blattspitze.

Gehören endlich die beiden Eltern des Bastardes verschiedenen Gattungen an, wird also z. B. *Physcomitrium* oder gar *Physcomitrella* mit *Funaria* gekreuzt, so sind die Plasmone so stark verschieden, daß nach der Spaltung bei der Reduktionsteilung in den matroklinalen Bastardkapseln nur die Nachkommen lebensfähig sind, die einen Komplex von Genen enthalten, der mehr oder weniger vollständig der Gattung eigen ist, die als Mutter diente.

Versuche, bei denen die herausgespaltenen, ganz der Mutter gleichenden Bastardindividuen mit dem Vater zurückgekreuzt wurden, gaben Nachkommen, die wieder in gleichem Grade der Mutter ähnlich waren. Es liegt also nicht bloß eine Nachwirkung des rein mütterlichen Kernes vor, die das Genom des fremden Kernes erst nach und nach überwinden könnte, wenn es durch wiederholte Bastardierung immer wieder aufs neue hinzukommt. Auch die Steigerung der Zahl der fremden, vom Vater stammenden Genome im Plasma der Mutter blieb in dieser Hinsicht ohne Wirkung, auch wenn z. B. zu dem Plasmon und dem einen Genom von *Physcomitrium* durch das Spermatozoon drei Genome von *Funaria hygrometrica* hinzugebracht wurden, was mit Hilfe der Regeneration aus dem Sporophyten möglich ist. Es blieb also auch die dauernde Einwirkung einer größeren Gen-Menge ohne Einfluß.

Die weiteren Untersuchungen, bei denen die absolute Zahl der zweierlei Genome und ihr Zahlenverhältnis im Individuum abgeändert wurden, wieder mit Hilfe der Regeneration aus dem Sporophyten, zeigten zunächst, daß im eigenen Plasma die Gen-Wirkung genau der Gen-Menge proportional ist. Am schönsten läßt sich das für das Zellvolumen zeigen, das mit dem Zuwachs an Genomen nach einer Exponentialgleichung zunimmt. Liegen die Genome aber in fremdem Plasma, in dem sie allein nicht mehr lebensfähig sind, so wird die Wirkung ihrer Zahl gehemmt. Um bei dem Zellvolum als Beispiel zu bleiben, wird dann seine Zunahme mit der zunehmenden Zahl der Genome immer geringer und ist schließlich gleich Null.

F. von Wettstein nennt die verschiedenen Typen, die unter dem Einfluß der verschiedenen fremden Plasmone bei gleichem Chromosomensatz hervorgerufen werden, Phaenotypen. Er setzt damit den Einfluß des Plasmons den äußeren Einflüssen gleich, z. B. dem von Unterschieden in der Ernährung. Hier wäre vielleicht eine schärfere Scheidung nötig. Denn der Einfluß des Milieus ist eine va-

riable Größe, den Einfluß des Plasmons dagegen wird man sich doch als eine an sich konstante Größe vorstellen müssen. Wenn die Wirkung des Plasmons auch durch die Umwelt beeinflusst werden sollte, so steht sie doch der Gen-Wirkung näher als der Milieuwirkung. Gene + Plasmom dürften den Genotypus in einem erweiterten Sinne, den Idiotypus¹⁾ ausmachen.

Andere Fälle rein mütterlicher Vererbung bieten manche Gynodiözisten, also Arten von Blütenpflanzen, deren Einzelindividuen zum Teil als Zwitter, zum Teil als Weibchen ausgebildet sind. Ich konnte schon vor längerer Zeit für *Satureia hortensis* (1908) und später für *Cirsium oleraceum* (1916) zeigen, daß jede der beiden Geschlechtsformen wieder sich selbst hervorbringt. Die mehr oder weniger zwittrigen Pflanzen geben also nur mehr oder weniger zwittrige Nachkommen, die echt weiblichen nur weibliche. Das ist bei den zwittrigen Pflanzen ja nicht weiter verwunderlich; um so merkwürdiger ist aber das Verhalten der weiblichen, die ja nur mit dem Pollen der Zwitter Nachkommen geben können. Die von dem Zwitterpollen mitgebrachte zwittrige Geschlechtstendenz bleibt ohne jede Wirkung und wird immer wieder, von Generation zu Generation, von den Eizellen der Weibchen verschluckt, ohne daß sich irgend etwas an ihrem Verhalten ändern würde. F. von Wettstein (1924) erklärt das durch die Annahme, das Eizellplasma der Weibchen verhindere die normale Entfaltung der Anlagen für die Staubgefäße, die im Genom des Weibchens auch, eigentlich aktiv, vorhanden seien.

Würden wir annehmen, daß das Weibchen ein Gen besäße, das für die charakteristische Ausbildung der Blüten sorgte, und daß durch das Plasma des Weibchens bloss die Entfaltung dieses Genes gefördert und das Gen des zwittrigen Vaters gehemmt würde, so käme es doch sehr bald so weit, daß in den Weibchen nur noch das Genom des zwittrigen Vaters vorhanden wäre. Denn dann wäre Spalten zu erwarten, aus dem zunächst das Vorkommen von zweierlei Eizellen folgen würde, solcher mit dem Gen für Weiblichkeit und solcher mit dem Gen für Zwitterigkeit, beide im Plasma des Weibchens. Schon in der nächsten Generation erhielten wir nach der Bestäubung mit Zwitter-Pollen zweierlei Weibchen, die einen mit den beiden verschiedenen Genen, die anderen mit zwei Zwittergenen. Bei gleichen Entwicklungsmöglichkeiten würden

¹⁾ Das Wort ist in ähnlichem Sinn schon von W. Siemens gebraucht worden.

dann sehr bald doch nur noch Weibchen vorhanden sein, die das Genom des Zwitter in weiblich machendem Plasma führten.

Die Chromosomengarnitur ist also bei Zwittern und Weibchen die gleiche und zwar die der Zwitter; das Plasma aber ist verschieden. Indem der Zwitter kommen alle Gene zur vollen Entfaltung, im Plasma der Weibchen dagegen nur die für das Gynäceum bestimmten.

Es handelt sich demnach nicht um die Förderung eines von zwei vorhandenen, aber verschiedenen Genomen (nämlich dessen, das an sich in das Eizellplasma gehört), wie bei den Moosbastarden F. von Wettsteins, sondern das Ei-Plasma ruft eine Eigenschaft hervor, für die im Genom keine besondere Anlage vorhanden ist. Es veranlaßt aber doch nichts wirklich Neues, sondern hemmt nur einen Anlagenkomplex.

Bei *Satureia hortensis* ließ sich die Analyse nicht weiterführen. Auffallend verschiedene Sippen dieser Species fand ich nicht, und mit einer anderen Spezies, der noch am nächsten verwandten *Satureia montana*, ließ sie sich nicht bastardieren. Dagegen bietet *Cirsium oleraceum* ein wesentlich besseres Versuchsobjekt. Man kann nämlich viele andere Arten mit ihm bastardieren, darunter auch solche, bei denen Gynodiöcie nicht vorkommt, oder von denen sie wenigstens nicht bekannt ist, die sich also nur zwittrig vorfinden.

Eine solche Art ist *Cirsium canum*. Das Weibchen von *Cirsium oleraceum* gab nun mit dem Pollen von *Cirsium canum* ausschließlich Bastarde rein weiblichen Geschlechts. Diese wurden wieder mit dem Pollen desselben *Cirsium canum*-Stockes bestäubt: die Nachkommenschaft war wieder ausschließlich weiblich. Die Rückkreuzung wurde nochmals wiederholt, so daß also Pflanzen von der Formel ((*C. oleraceum* ♀ × *canum* ♂) × *canum* ♂) × *canum* ♂ vorlagen. Wieder waren alle Nachkommen weiblich. Das ist nun an sich das, was die Annahme einer Plasmawirkung verlangt, und somit ganz verständlich; das Plasma des Weibchens ist und bleibt nach ihr eben *oleraceum*-Plasma. Gegenüber dem starren Festhalten des Geschlechtes der *oleraceum*-Mutter sticht aber die zunehmende Ähnlichkeit mit dem *canum*-Vater sehr ab, die, trotzdem, bei deutlichem Spalten, auch die letzte Rückkreuzungsgeneration durchaus noch nicht homogen ist, doch nicht übersehen werden kann.

Die *oleraceum*-Chromosomengarnitur ist also nach und nach fast ganz durch die *canum*-Garnitur ersetzt worden; nach dem Geschlechte zu urteilen ist aber das Plasma, in dem die *canum*-Gene liegen und

sich auswirken, noch reines *oleraceum*-Plasma. Merbliche Entwicklungshemmungen werden jedoch dadurch, daß ein fast reines *canum*-Genom im *oleraceum*-Plasma liegt, nicht verursacht; auch der Fruchtansatz ist gut. Das Plasmon der beiden *Cirsium*-Arten muß also, trotz ihrer vielen und sehr auffälligen Unterschiede, außerordentlich ähnlich oder gar identisch sein.

Ganz neuerdings haben Chittenden und Pellew (1927) für die Gynodiözie („male sterility“) des *Linum usitatissimum* eine Erklärung gegeben, die auch mit dem Eiplasma operiert und im wesentlichen auf die (ihnen unbekannte) F. von Wettsteins hinausläuft.

Wir sehen also, daß eine ganze Reihe von Beobachtungen an Bastarden verschiedenster Herkunft zu der Annahme führt, daß das Plasma, in dem die Chromosomengarnituren liegen, nicht ganz abhängig von ihnen ist, sondern einen sehr auffälligen Einfluß bei der Vererbung haben kann, und zwar nicht einen allgemeinen, sondern einen ganz spezifischen.

Werfen wir nun noch einen Blick auf die zweite Hauptgruppe von Tatsachen, die für uns wichtig sind.

II. Die Ergebnisse von Ausschaltungsversuchen.

Die beste Methode, den Einfluß von Kern und Plasma zu bestimmen, wäre, das kernlos gemachte Ei, also nur das Eiplasma, mit einem Spermakern zu vereinigen, dessen Genom von dem des beseitigten Eikernes verschieden wäre. Diesen Weg hat, wie allbekannt, zuerst Boveri bei Seeigeleiern eingeschlagen, mußte aber später selbst die Fehlerquellen, die bei seinen Versuchen im Spiele gewesen waren, erkennen. Die kritische Wiederholung solcher Experimente durch Baltzer, Paula Hertwig sowie Jollos und Peterfi mit verschiedenen zoologischen Objekten ergab ein auffallendes, zuweilen sehr starkes Hervortreten mütterlicher Eigenschaften. Es wird aber nirgends als spezifische, vom Genom unabhängige Plasmawirkung aufzufassen sein, sondern nur als Nachwirkung, als Fortdauer der Prozesse, die vom mütterlichen Kern vor seiner Beseitigung schon eingeleitet waren.

Alle diese Versuche leiden darunter, daß die Entwicklung nicht bis zum vollausgebildeten Organismus weiterging. In neuester Zeit hat nun Harder (1927) wichtige Ergebnisse veröffentlicht, die er an dem Vegetationskörper, dem „Myzel“, von Hutpilzen gewonnen hat.

Die botanischen Objekte erwiesen sich gerade in diesem Punkte (der wegen der Nachwirkungsfrage ja besonders wichtig ist) als günstig.

Es würde zu weit führen, wenn ich hier auf die Entwicklungsgeschichte eines solchen Hutpilzes eingehen wollte. Sie ist vor allem durch Kniep aufgeklärt worden. Nur soviel sei zum Verständnis der Ergebnisse vorausgeschickt: Bei der Befruchtung, einer Konjugation, tritt nicht bloß ein Kern über, sondern auch Plasma; ja wahrscheinlich erfolgt eine Mischung des ganzen Inhaltes der beiden an sich gleichartigen kopulierenden Zellen, die aus zwei verschiedenen Myzelien stammen. Die beiden Kerne vereinigen sich ferner zunächst nicht, sondern werden nebeneinander von Zelle zu Zelle weitergegeben; erst wenn die Sporenbildung erfolgen soll, verschmelzen sie.

Es wurden nun zwei Sippen eines Hutpilzes, *Pholiota mutabilis*, bastardiert, die sich sehr merklich im Wuchs des Mycelium unterschieden. Aus den Bastard-Myzelien wurden dann neue Vegetationskörper hergestellt, in deren Zellen zwar noch das Plasma der beiden Eltern gemischt vorhanden war, aber nur ein Kern, der des einen oder des anderen Elters. Der andere war mit dem Mikromanipulator beseitigt worden. Es war also etwas realisiert, das dem sehr ähnlich war, was Boveri zu erreichen versucht hatte. Nur war dadurch, daß der einzelne haploide Kern in mütterlichem und väterlichem Plasma lag, wieder eine neue Komplikation gegeben.

Es zeigte sich nun zunächst, daß manche Eigenschaften ausschließlich vom Kern bestimmt wurden. Das traf vor allem zu für die sexuelle Stimmung des Myzels, ob es „+“ oder „—“ reagierte. Bei anderen Eigenschaften, vor allem beim Wuchs des Myzels, waren Nachwirkungen des Plasmas jenes Elters, dessen Kern fehlte, deutlich zu erkennen. Sie verschwanden nämlich nach einiger Zeit, wenn das Myzel in raschem Wachstum gehalten wurde, während sie bei stockendem Wachstum erhalten blieben. (Bei einem anderen Hutpilz, *Schizophyllum commune*, zeigte sich die Nachwirkung auch in der Fähigkeit, die jetzt, bei Einkernigkeit, bedeutungslosen Fusionsästchen, die sogenannten „Schnallen“, auszubilden.) Waren diese Nachwirkungen abgeklungen, so blieb bei *Pholiota* endlich auch noch ein dauernder Einfluß des Plasmas auf das Genom übrig, das in dem einen, erhalten gebliebenen Kern steckte. Ob dieser Kern von dem einen oder dem anderen Elter stammte, ließ sich durch das sexuelle Verhalten, die +- oder --Stimmung des Myzels, zeigen. Damit waren auch die Eigenschaften, die er außerdem vererbte, festgestellt. In manchen Fällen

paßte nun der Wuchs des Myzels zu dem Genom des vorhandenen Kernes, in anderen stimmte er zu dem Genom des gar nicht vorhandenen Kernes, besser: zu der Sippe, zu der der fehlende Kern gehörte, hing also von deren Plasma ab, und wieder in anderen zeigte sich nur eine geringe Abweichung in einer Richtung.

Zur Erklärung dieser auffallenden Unterschiede im Verhalten an sich gleichwertiger Verbindungen nimmt Harder an, daß das Mengenverhältnis der beiden verschmolzenen Plasmen bei den verschiedenen Myzelien verschieden gewesen, besser: verschieden geworden sei. Deshalb entsprach die Plasmawirkung bald mehr dem vorhandenen Kern, bald mehr dem fehlenden.

Harder zog außerdem die zweite Generation des *Pholiota*-Bastardes auf und erhielt eine sehr bunte Nachkommenschaft. Auch diese Erscheinung erklärt er durch ungleiche quantitative Beteiligung der beiden elterlichen Plasmen am Plasma der Sporen.

All das führte ihn dazu, eine Lokalisation von Merkmalen und damit von Genen im Plasma anzunehmen. In der Tat kann man hier nicht gut von einem Zusammenwirken von Plasmon und Genom reden, wobei das Genom durch das Plasmon gefördert oder gehemmt würde. Denn es ist ja immer nur ein Genom vorhanden. Gefördert wird aber bald die Eigenschaft des einen oder des anderen Elters, entweder dessen, von dem auch der eine Kern stammt, oder dessen, von dem nur das Plasma vorhanden ist. Es läge eine direkte Plasmonwirkung vor, etwa wie bei den Gynodiözisten.

Keinen Einfluß des Plasmas konnte M. Nawaschin (1927) bei der Untersuchung eines (spontanen) Bastardes zwischen den beiden Kompositen *Crepis tectorum* und *C. alpina* finden. Es gelang hier bei F_2 im Plasma, das von der Mutter *tectorum* herstammte, die reine, morphologisch sicher unterscheidbare Chromosomengarnitur der *C. alpina* nachzuweisen, und dementsprechend wies die Pflanze auch nur *alpina*-Eigenschaften auf.

III. Ein Versuch, das Zusammenwirken von Genom und Plasmon zu deuten.

Wir haben eine ganze Reihe von Fällen kennen gelernt, wo das Plasma bei der Vererbung eine sehr auffällige Rolle spielt, auch wenn wir die direkte Übertragung, die Nachwirkungserscheinungen und die dadurch bedingten, nicht spezifischen Ernährungseinflüsse ausschließen. Es fragt sich nun, ob wir schon etwas darüber sagen können, worin die spezifische Wirkung des Plasmas besteht.

Zunächst könnten wir an Gene denken, die im Plasma lokalisiert wären. Wenn man unter „Gen“ bloß etwas versteht, dessen Vorhandensein in der Keimzelle die Ausbildung einer bestimmten Eigenschaft veranlaßt, so wird man in den geschilderten Fällen wirklich von Plasma-Genen sprechen dürfen. Winkler hat diese Möglichkeit betont, Harder nimmt sie zur Erklärung seiner Ergebnisse an, und auch bei dem Verhalten der Gynodiözysten würde uns ein „Plasma-Gen für Weiblichkeit“ über die Schwierigkeit hinweghelfen, daß sich eine Eigenschaft der Mutter, und anscheinend nur diese, bei allen Rückkreuzungen mit der Vatersippe so völlig unverändert in allen Individuen erhält. Eigenschaften, die durch Plasmagene bedingt sind, könnten natürlich nicht spalten, sie würden direkt übertragen, mindestens durch die Eizelle.

Es ist aber doch fraglich, ob die oben wiederholte Definition für Gen nicht noch zu allgemein gefaßt ist. Man wird doch nicht das ganze außerhalb des Kerns liegende, an der Vererbung beteiligte Plasma, das Plasmon v. Wettsteins, ein Gen nennen wollen. Man wird vielmehr mit diesem Begriff auch den eines repräsentativen Teilchens verbinden, und könnte die Plasma-Gene dann etwa mit Meves in den Plastosomen suchen wollen. Sie könnten, gleich denen im Kerne, durch Enzyme wirken, wie das besonders Goldschmidt auseinandergesetzt hat, ohne natürlich selbst Enzyme zu sein.

Natürlich dürfte eine Eigenschaft nicht nur durch ein solches Teilchen oder durch einige wenige verursacht sein, sonst würde sie bei den Zellteilungen sofort verloren gehen. Es fehlt ja unseres Wissens jede Einrichtung im Plasma, die für eine geordnete Verteilung sorgen würde. Winkler weist deshalb auf die Möglichkeit hin, daß viele unter sich gleiche Teilchen für eine Eigenschaft vorhanden wären, Hunderte oder Tausende. Dann würde jede Zellhälfte nach der Teilung etwa gleich viel davon enthalten. Trotzdem müßten auch dann noch, wenn keine Regulation durch ungleich rasche Vermehrung mitwirkte, nach und nach wesentliche Zahlenunterschiede eintreten, und dadurch merkliche Unterschiede in der Ausbildung der Eigenschaft, da wahrscheinlich auch hier, wie bei den Kern-Genen, die Quantität eine Rolle spielen würde. Die Beobachtungen Harders würden dazu stimmen.

Wichtig wäre der Nachweis, daß das Plasma eines Individuums (das nicht durch Vermischung von Plasma verschiedener Sippen entstanden sein dürfte, wie bei den Versuchen Harders) in verschiedenen Nachkommen sich verschieden auswirken würde, so daß man zur Erklärung verschiedene Zufallskombinationen von Plasma-Genen annehmen müßte oder doch

könnte. So lange es sich aber nur darum handelt, ob wir eine Sorte Plasma-Gene oder eine bestimmte Wirkung des Plasmas annehmen wollen, liegt es wohl näher, auf die Plasma-Gene zu verzichten und sich das Plasmon überhaupt als etwas vorzustellen, das beim Zustandekommen aller Eigenschaften beteiligt ist, nur daß diese Beteiligung, zunächst wenigstens, nicht oder nicht augenfällig im Vordergrund steht. Es wäre ein Zyto-Idioplasma, um den Ausdruck zu gebrauchen, den Strasburger seinerzeit geprägt hat.

Ich darf vielleicht an dieser Stelle auf eine Ansicht zurückgreifen, die ich vor langen Jahren geäußert habe, und nicht alle die verschiedenen Vorstellungen, unter denen die ganz neuerdings von Goldschmidt sorgfältig ausgearbeitete besonders hervorzuheben ist, besprechen. Das würde uns hier viel zu weit führen. Es sei nur noch auf die Anschauungen hingewiesen, zu denen G. Haberlandt neuerdings bei seiner Untersuchung der *Crataegomespili* von Bronvaux (1926, 1927) gekommen ist, und die sich mit den hier vorzutragenden weitgehend berühren.

Als ich mir kurz nach der Wiederentdeckung der Mendelschen Gesetze (1901) das Zustandekommen der Merkmale überhaupt überlegte, kam ich auf ein Zusammenwirken des Plasmas außerhalb und der „Anlagen“, der Gene, innerhalb des Kernes, genauer innerhalb der Chromosomen. Die Tatsache der freien Kombination der Gene verlangt ihre Selbständigkeit, oder wenigstens die Selbständigkeit der Chromosomen, in denen sie stecken. Dann schien es mir aber schwer verständlich, wie diese Gene selbst die festgelegte Folge bestimmen können, in der sie zur Entfaltung kommen. Die Berücksichtigung dieses Punktes hatte ja Nägeli und Weismann veranlaßt, eine feste Bindung der Anlagen im Idioplasma anzunehmen, im Gegensatz zu den Pangen Darwins und De Vries'.

Ich suchte den Sitz der Gene, ohne feste Bindung, in dem Kern, speziell in den Chromosomen, und nahm daneben noch außerhalb des Kernes, im Plasma, einen „Mechanismus“ an, der für ihre Entfaltung sorgt. Die Gene können nun beliebig durcheinander gewürfelt werden, wie die bunten Glassplitterchen in einem Kaleidoskop; sie entfalten sich an der richtigen Stelle, nämlich sobald in dem Plasma, im Mechanismus, die Bedingungen dafür erfüllt sind.

Ich gab damals folgendes Beispiel. Mendel sah schon, daß bei seinen Erbsensippen mit der roten Blütenfarbe stets ein roter Fleck in der Blattachsel vererbt wird. „Beide Merkmale entstehen durch die

Entfaltung derselben Anlage, der zur Anthozyanbildung (wir wissen jetzt, daß drei Faktoren daran beteiligt sind); daneben muß aber auch noch der Ort bestimmt sein, wo sie auftreten. Ich kann mir nun vorstellen, daß dieser Ort gegeben wird durch Entwicklungsvorgänge, die außerhalb des Kernes liegen; steckt dann in den Kernen die Anlage für die Ausbildung des roten Farbstoffes, so gibt es die roten Blumenblätter und die roten Flecken in den Blattachsen, fehlt sie, so bleiben die Blumenblätter weiß und die Blattachsen grün“. „Eine Konsequenz dieser Ansicht ist, daß der Entfaltungsmechanismus beim Kinde im wesentlichen der der Mutter sein wird.“

Man hat damals diese Ausführungen nur soweit berücksichtigt, daß man an dem Wort „Mechanismus“ Anstoß genommen hat. Er ist aber als eine Kette von chemischen Prozessen gedacht, von denen jeder den folgenden bedingt.

Ich habe seitdem für mich an dieser Vorstellung festgehalten, freilich ohne sie in einem Buche auszubauen. Nur ein späterer, kleiner Aufsatz über die Rolle von Kern und Plasma bei der Vererbung (1909) war dem Versuch eines experimentellen Nachweises gewidmet, daß der Sitz der mendelnden Anlagen im Kern zu suchen sei.

In den Vorlesungen habe ich einen Vergleich gebraucht, der das Verhalten von Plasma und Kern deutlich machen sollte, der aber, wie alle Vergleiche — vielleicht mehr als gewöhnliche Vergleiche — hinkt, nämlich des Plasmas mit einem Maschinengewehr und der Gene mit dessen Patronen. Das tertium comparationis ist, daß Gene und Patronen von außen zur Wirkung gebracht werden, daß sie in bestimmter Reihenfolge und Zeitfolge daran kommen, und die Notwendigkeit, daß Gene und Patronen in den Mechanismus passen. Der Vergleich hinkt aber, wie schon gesagt, in mehrfacher Hinsicht, vor allem darin, daß die Reihenfolge der Patronen durch das Band, auf dem sie befestigt sind, und nicht durch das Gewehr bestimmt ist, und ebenso sehr darin, daß bei ihnen keine quantitative Beeinflussung der Wirkung von außen möglich ist, und es sich bei dem Einpassen der Patronen nur um ein Entweder — oder handelt.

Der Mechanismus — um bei diesem Worte zu bleiben — ist etwas spezifisches, also von Art zu Art verschieden. Im allgemeinen verlaufen die ihn bildenden Prozesse um so ähnlicher, je näher die Organismen verwandt sind; im einzelnen gehen seine Unterschiede offenbar nicht immer parallel den äußerlich erkennbaren Differenzen. Eine Charakterisierung der Rassen einer Art durch den gleichen, der Arten einer

Gattung, durch einen verschiedenen Ablauf scheint mir nicht durchführbar.

Es liegt kein Grund vor, daß das Plasma, so weit es hier in Frage kommt, irgend veränderlicher wäre, als der Kern mit seinen Chromosomen. Natürlich scheiden die ergastischen Stoffe im Plasma, um A. Meyers Bezeichnung zu gebrauchen, das Trophoplasma Nägelis, von vornherein aus. Es handelt sich nur um das, was vor vielen Jahren Strasburger „Zyto-Idioplasmata“ genannt hat. Daß es bei der Zellteilung halbiert wird und wieder auf das alte Volum heranwachsen muß, ist natürlich richtig; das müssen die Stoffe im Zellkern, speziell die der Chromosomen, ja aber genau ebenso.

Wenn, wie E. Stein (1926) für die Radiomorphosen von *Antirrhinum majus* ausführt, die Wirkung beim Plasma, nicht bei den Chromosomen eintritt, so wird es sich auch hier um das Plasmon handeln.

Nun kehren wir zu unserem Ausgangspunkt, der Frage nach der mendelnden und nichtmendelnden Vererbung, zurück.

Wenn man zusammensucht, für was für Merkmale das Mendeln nachgewiesen worden ist, kommt man zu der Überzeugung, die auch schon von anderer Seite, z. B. von Goldschmidt, betont worden ist, daß jede Eigenschaft mendeln kann. Wir kennen es für grobmorphologische und anatomische, chemisch-physiologische und reizphysiologische Unterschiede, beim Menschen für körperliche und psychische. Ich kann nicht finden, daß es sich fast ohne Ausnahme um mehr oder weniger nebensächliche und äußerliche Besonderheiten handelt, und sehe auch keinen Grund zu der Annahme, daß der den Bastardeltern gemeinsame Grundstock von Genen sich anders verhalten dürfte. Es kann gut nur Sache des Zufalls sein, ob wir das Mendeln eines Merkmales nachweisen können.

Sieht man genauer zu, so wird es wahrscheinlich, daß der mendelnde Unterschied gewöhnlich, vielleicht immer, quantitativer Natur ist. Es war das eine der ersten Erkenntnisse nach der Wiederentdeckung Mendels (1901). Man kann sich vorstellen, daß die Gene im Kerne den Ablauf eines Prozesses im Plasma verändern, ihn beschleunigen, verlangsamen, hemmen. Diese Vorstellung hat ja Goldschmidt wiederholt, und in letzter Zeit besonders eingehend erörtert. Aber wird der Prozeß selbst durch ein mendelndes Gen hervorgerufen? Beweise dafür scheinen mir zu fehlen.

Ein lehrreiches Beispiel für diese nur modifizierende Wirkung der Gene bietet die Lebensdauer bei den Pflanzen. Die Entwicklung eines Individuums kann bei der einen Sippe so verlaufen, daß es im Jahre

der Aussaat blüht, bei einer anderen so, daß es erst im zweiten Jahre blühreif wird. Wir wissen aus Bastardierungsversuchen, daß es sich dabei einfach um mendelnde Gene handeln kann. Sie verändern aber nur die Schnelligkeit, mit der die Entwicklung abläuft; die Entwicklung selbst ist an sich gegeben. Wenn nun Gene und Entwicklung nicht mehr völlig zueinander passen, können die reziproken Verbindungen verschieden ausfallen. Von *Barbarea vulgaris* gibt es z. B. eine in Gärten gezogene, sehr bekannte buntblättrige Sippe, über deren Vererbung wir nun durch Dahlgren und I. Andersson unterrichtet sind. Ich selbst hatte sie vor vielen Jahren mit einer typisch grünen Sippe aus dem Freien bastardierte, die eine wesentlich langsamere Entwicklung besaß. Dabei stellte sich ein deutlicher Unterschied der reziproken Verbindungen heraus; die Bastarde richteten sich in ihrer Entwicklung deutlich mehr nach der Mutter.

Wie bei der Schnelligkeit in der Entwicklung liegt die Sache bei den Unterschieden im Wuchs, mögen sie nun durch ein Gen oder durch eine ganze Reihe von solchen bedingt sein.

Nicht immer ist die Rolle von Plasmon und Genen so klar, wie in diesen Beispielen. Bei den Sippen unserer Blumen, die sich durch die Blütenfarbe oder den Chlorophyllgehalt unterscheiden, scheint sie mir aber noch durchsichtig genug. Eine echt erbliche Sippe mit weißen, nicht lebensfähigen Keimlingen bildet z. B. nicht deshalb kein Chlorophyll, weil sie dazu an sich nicht die Fähigkeit hätte, also nicht deshalb, weil ihr das Gen für Chlorophyllbildung fehlen würde, sondern weil die Chlorophyllbildung irgendwie durch ein Gen gehemmt wird. Man sieht das sehr hübsch daran, daß in vielen Fällen die Keimlinge, wenn sie über die Erde kommen, noch ausgesprochen grün sind; sie bilden also zunächst noch Chlorophyll. Erst allmählich werden sie blasser und blasser und gehen ein. Ein solches Verhalten ist für die weißbunten Zustände des *Mesembryanthemum cordifolium*, des *Taraxacum officinale* und des *Senecio vulgaris* sehr charakteristisch; man kann die später eingehenden Keimlinge zunächst kaum von normalen unterscheiden.

Die ganze Vorstellung scheint mir wenigstens einer weiteren Prüfung wert zu sein. Sie dreht freilich die Rolle von Genen und Plasma gerade um. Gewöhnlich spricht man von einer Beeinflussung der Genentfaltung durch das Plasma; sie nimmt ein Eingreifen der Gene in den Entwicklungsvorgang im Plasma an. Beide, Gen und Plasmon, sind dann gleich wichtig für das Zustandekommen der Eigenschaft, sie bilden zusammen den „Idiotypus“, indem wir Genotypus auf das

durch Gene Repräsentierte beschränken. Man kann sich vorstellen, daß ein Merkmal ohne die Mitwirkung eines Genes zustande kommt (Gynodiözisten, *Pholiota*), aber nicht ohne die des Plasmons.

Zusammenfassung.

Wir nehmen die mendelnde Vererbung im weitesten Sinne und fassen darunter alle Vererbungsvorgänge zusammen, bei denen Chromosomengarnitur und Reduktionsteilung eine Rolle spielen. Es kann also z. B. auch ein konstanter Bastard hierher gehören, wenn seine Unveränderlichkeit darauf beruht, daß die Chromosomen der Eltern nicht richtig konjugieren.

Bei der nichtmendelnden Vererbung halten wir scharf die direkte Übertragung und die Vererbung durch das Zyto-Idioplasma, das Plasmon Fr. von Wettsteins, auseinander.

Die direkte Übertragung hat einen weiten Spielraum. Er reicht von Stoffen, die indifferent sind und einmal in begrenzter Menge den Nachkommen mitgegeben werden, bis zu symbiontischen Organismen, die sich vermehren und dabei genetisch völlig unabhängig bleiben, schließlich nur äußerlich angehängt werden.

Hierher gehört auch die Übertragung von Plastiden, speziell von Chloroplasten, in der Eizelle und in bestimmten Fällen auch mit dem Spermakern. Im allgemeinen hinsichtlich ihrer Eigenschaften ganz vom Chromosomensatz und dem Plasma abhängig, entziehen sich die Chloroplasten eben in gewissen Fällen (in Krankheitszuständen?) diesen Einflüssen. An der Tatsache der Übertragung auch mit dem Spermakern ist kaum zu zweifeln; die sich anknüpfenden entwicklungsmechanischen Fragen sind aber noch nicht restlos gelöst.

Auch ein labiler Zustand des Plasmas kann direkt, wirksam nur durch die Eizellen, übertragen werden. Er schlägt teils in den normalen, teils in einen dauernd anormalen um, der die Chloroplasten am Ergrünen verhindert. Der labile und die definitiven Zustände des Plasmas werden ebenfalls direkt übertragen (Albomaculatio).

Bei der Plasma-Wirkung scheiden wir alles aus, was als Nachwirkung einer früher vorhandenen Chromosomengarnitur aufgefaßt werden kann, damit auch alles, was einfach die Wirkung der größeren Menge ergastischer Stoffe im Eioplasma sein könnte. Dann bleibt der Einfluß des Plasmons übrig.

Um ihn zu untersuchen, müssen wir Bastardierungen ausführen. Es stehen uns zwei Wege offen. Wir können das Verhalten derselben

Bastard-Chromosomengarnitur im Eiplasma des einen und des anderen Elters verfolgen (indem wir die reziproken Verbindungen $A + B$ und $B + A$ vergleichen). Oder wir können versuchen, die (haploide) Chromosomengarnitur des einen Elters (den Spermakern) in das Plasma des anderen Elters (in das kernlos gemachte Ei) zu bringen.

Den ersten Weg haben sowohl Lehmann als Renner und Kupper bei höheren Pflanzen, Fr. von Wettstein bei Laubmoosen, Goldschmidt bei Schmetterlingen eingeschlagen und die spezifische Beteiligung des Plasmas für eine Reihe von Bastarden und eine Anzahl von Eigenschaften nachgewiesen. Ausschließlich eine Plasmon-Wirkung ist wohl die Ausbildung der Weibchen bei manchen Gynodiözisten. Bei den Laubmoosen konnte Wettstein sehr schön zeigen, wie mit dem abnehmenden Verwandtschaftsgrad der Eltern der Einfluß des Plasmons steigt.

Man wird aber mit der Annahme nicht fehlgehen, daß der Teil des Plasmas, der das Plasmon darstellt, stets bei dem Zustandekommen der Merkmale beteiligt ist, daß seine Wirkung jedoch nur sichtbar wird, wenn die Chromosomengarnitur nicht mehr recht zu ihm paßt — wie sich die Folgen der Reduktionsteilung nur zeigen, wenn ein Bastard vorliegt.

Auf dem zweiten Wege hat man bei Objekten aus dem Tierreich bisher nur Resultate erhalten, die noch als Nachwirkungen des mütterlichen Chromosomensatzes gedeutet werden konnten. Nur bei Pilzen ist es Harder gelungen, neben solchen Nachwirkungen — und Wirkungen, die ausschließlich durch das Genom bedingt erscheinen — eine spezifische Wirkung des Plasmas nachzuweisen, das freilich nicht rein das des einen Elters, sondern ein schwankendes Gemisch der Plasmen beider Eltern war.

Wir halten das Vorkommen von Genen im Plasma für wenig wahrscheinlich, glauben vielmehr, daß das Plasmon ein Teil des Idioplasmas ist, der außerhalb des Kernes liegt. Wir stellen uns vor, daß sich hier die eigentlichen Entwicklungsvorgänge abspielen, in die die Gene des Chromosomensatzes nur quantitativ verändernd eingreifen, wenn auch oft außerordentlich stark. So bietet es zum Beispiel keine Schwierigkeiten, wenn sich das Plasmon bei den verschiedenen Eigenschaften verschieden stark bemerkbar macht.

Damit wird die Bedeutung des Mendelismus nicht geschmälert. Er ist eben, trotz seines Namens, überhaupt keine Theorie, sondern eine Gruppe von Tatsachen, die vor jeder Deutung steht.

The Organisation and Function of an Animal Breeding Research Department

F. A. E. Crew

Animal Breeding Research Department, University of Edinburgh

The choice of a subject for this address has been, I think, as difficult a problem as I have ever been asked to examine. My deep sense of gratitude for, and my keen appreciation of, the honour paid to me by Professor Baur when first he invited me to give this address undoubtedly blinded me to the difficulties and to the responsibilities which were associated with my eager acceptance. I have to confess that time and time again I have regretted my decision, and my regret is based on the sure knowledge that I must fail in my attempt to display to you the point of view that is indeed myself. I decided upon this subject because it would be impertinent on my part to place before you facts and opinions that belong not to myself but to others, and because, in my opinion, the real function of such a conference as this is to provide opportunity for the spiritual communion of those who serve the same gods. I propose to tell you my present point of view concerning the relationship that should exist between the professional biologist employed, directly or indirectly, by the State for the purpose of securing and democratising knowledge concerning general scientific principles which have reference to human affairs and the community he serves.

In olden days when the economic conditions of the countries were very different from those which obtain to-day, noblemen had rhymesters and songsters in their retinues and the churches employed artists to depict their ideals. Science was not. To-day Europe is suffering from "the misery of boots". Economically her feet are pinched and the irritation is preventing her from paying sufficient attention to spiritual things. As it is generally agreed that a degree of prosperity is indispensable for the spiritual advance of individuals and of nations and that there can be no real cultural progress until the level of the material aspects of social life is raised, the leaders of the peoples are preaching that the improvement of the material aspects of the social environment is the most effective means to social progress and that, through science

alone, can man hope to control his material and social surroundings and so bring spiritual attainment within reach of all. To the scientist to-day are given those facilities for full self-expression which in the past were the monopoly of the artist. He is given opportunity — great opportunity — but it is expected of him that he should, in return, provide knowledge which, applied to the problems of society, shall result in the improvement of the conditions of social life. He is expected also, through the expression of his personality, to provoke such changes in human thought and attitude that the methods as well as the achievements of science shall be appreciated. Science is possibly the most influential factor in the thought as well as in the actions of the modern world. The popular mind is no longer attuned to the chanted dogma of the opinionated, to the authority of tradition and of custom; it turns to verifiable scientific facts for its information and its guidance. Everywhere science has shattered and is shattering beliefs; it has banished the fear of the unknown; to-day is the day of the open mind and the intellectual emancipation of man is immense. Mankind is now so accustomed to being forced suddenly, as the result of fresh scientific discovery, to change its point of view, that a frame of mind has been developed that makes possible the fullest application of science and of scientific methods to human affairs. Science leads to social progress by eroding the traditions that tend to keep society within the bounds of unquestioned convention. It is the persistently radical factor in society giving new worlds for old, looking forward rather than backward, and disregarding precedent.

The practical man cares little or nothing for the thoughts of the scientist or the philosopher unless these can be turned to economic account, and it is therefore necessary for the professional scientist continually to encourage himself with the thought that whatever use may be made of scientific discovery, science itself is a species of theoretical knowledge and not an art or craft. It is very necessary in these days to exploit the material contributions of science in order to gain support in its fight with the idols of the credulous, and it is equally necessary that those who tend the lamps on the altar of knowledge shall exhibit humility and reverence if they are to serve their science well. The material benefits which science confers upon mankind, useful as they have been both to science and to the community, are, and must continue to be, insignificant when compared with the spiritual development of mankind which science has made possible.

One clear thought has emerged from the years that I have spent in the service of my department; it is that my chief duty is to demonstrate to the people that an understanding of science is the greatest legacy which one generation can bequeath to its successor. Unfortunately, the value of a doctrine is judged as much by the personality of its preacher as by its ethics, and therefore it is necessary that those who stand clearly illumined in the light of publicity shall be admirable. The people are trained by their newspapers to be interested in, and entertained by, the personalities of the professional scientists who are paid out of public monies. The general public demands that not only shall the state-fed goose lay golden eggs, but also that the act of laying shall be performed in public and be amusing; so it is that one is forced to gild the eggs one lays, and there is grave danger that in deceiving the insistent public some of us may deceive ourselves.

In its beginnings science was intimately connected with practical things, and to-day it still subserves practical interests; most, though not all, of the applications of science to the problems of society have indeed been employed in the improvement of the material conditions of social life. In the recent past the influence of science and of the scientist in the fashioning of social policy has been but slight and certainly indirect. The legalistically-minded have dominated social endeavour, and government, of nations and of herds, has consisted, in the main, of the administration of established procedures. But times move, and move rapidly, and from now on it would seem impossible for any kind of human organisation to endure which does not ensure that its legislation is not too violently in conflict with established scientific fact. The progress of such organisations is being dominated by the simple yet fundamental ideas of a few minds trained in scientific method.

For these reasons, governments, persuaded by certain of their enlightened advisers, have organised opportunities for the reinforcement of the craft of animal breeding by the science of genetics as part of larger schemes which have for their object the rehabilitation of agriculture, making it once again socially and financially the profitable calling that, we are taught, it used to be. The professional geneticist, enlisting in the service of the State, has at once to recognise two conditions: 1. he will be exhibited by a particular political party as an asset or liability; 2. he will be expected to use the animals of the farm as his experimental material. The first is one which does not, or need not, concern him greatly: he is given opportunity to achieve

self-expression and this suffices. It is commonly necessary, however, for him to remind his political sponsors that there can be no guarantee of success as they understand it. As a member of a community and not as a scientist, he hopes that out of his labour may emerge information of social value, but he cannot possibly guarantee that any such information will have an economic worth. The second condition of service, however, is one which cannot, or should not, be accepted without question. If a biologist is to be classified, his category should not be determined by the material he uses, but by the problems that intrigue him and by the techniques he employs in their solution. He must claim the right to use that experimental material which in his hands promises to yield the most critical results. Of course, in many an investigation, some animal of agricultural importance must be the material of choice, but in others it may be more profitable and convenient to use an animal of no agricultural interest. The research worker must claim freedom in this matter; his primary interest should be his problem and not his material.

There is yet another embarrassment which interferes somewhat with that sense of freedom which is, in my experience, a prerequisite of good work. On all sides there is agitation for co-operation, for co-ordination in research. It is required of the lamb that it shall lie down with the lion; it is urged that the machinery of research would be more productive if sister institutes would correlate their endeavours. In my opinion this attitude is mistaken. There cannot be enforced co-operation though certainly every effort should be made by someone or some organisation capable of synthetic thought to correlate the work of the members of the different research institutions. A research institution should not itself be a machine, it should be a goodly company of investigators of appropriate interests and techniques, to each of whom is afforded full freedom of self-expression. Each of these will inevitably make spiritual and intellectual contact with others working in the same and in kindred fields; no one knows better than the searcher after knowledge the loneliness of ignorance and the comfort of the companionship of his fellows. But he will not be forced into communion with anyone and his work must be uncoloured by any reflection of personal attachments or disharmonies. This suggestion of close co-operation is made by those who think that a trained investigator and the kind of man who is a member of the staff of a research institute is easily capable of tackling

any kind of problem in his own particular field, and, moreover, will be eager to do so. In my experience, this is not so, nor is it the case that all problems are of equal interest to one and the same man. The only really good work that a man does is that which is concerned with a problem that attracts him greatly. There must be a free choice of problem as well as of experimental material.

It is desirable, in my experience, that it should be stated that though without doubt there has been most conspicuous improvement in the breeds and varieties of domesticated animals, this improvement has been in the main due to the fact that the breeder has gained a considerable control of the environment of his animals, and that it is but evanescent, requiring for its maintenance ceaseless watchfulness and endeavour in husbandry. Though it is not yet reached, the breeder must be warned that there is a limit to such improvement; that when this is reached, further progress can be made only by the deliberate control of the genetic properties of the stock. It is essentially reasonable therefore, that, in anticipation of this time, ardent experimentation should now be prosecuted and that the breeder should make himself aware of the established facts and current theories of genetics in order to learn which of his many problems are amenable to genetical investigation and to be adequately equipped to incorporate genetical methods into his practice. It is the business of the director of an animal breeding research institution to guide, not to direct, his men in an endeavour to secure genetical knowledge of animals of agricultural importance so that when the agriculturalist needs his help, advice as to the most direct methods of achieving his object, probably the production of a new combination of characters of economic importance, may be available.

Politicians are naturally concerned more with the immediate than with the remote future, and many estimate the value of a research institution to the community by the prospects that exist therein for the solution of the more urgent problems. On superficial examination, the most urgent problems of the livestock industry are those concerned with disease and with nutrition, i.e., with the environment, and thus it is, and reasonably so, that most attention is given to the proper organisation of institutes of research in animal pathology and animal nutrition, and that the future is bright with promise of great advances in these fields. But that State is wise which, recognising that though the period of active reconstructional breeding is not yet, ensures, by encouraging and making possible extensive analytical breeding work,

that when the time comes, as it surely will, adequate knowledge of the genetic properties of the stock of the country shall have been previously secured.

These, my opinions, have guided me in the development of the department in which I have the privilege of working. Early in its history I decided that it must become a department within the University and not an experimental station directly under political control. I decided that whatever might be the associated disadvantages, it must be situated as close as possible to the science, medical and veterinary departments of the University, i. e., in or near the city and not in the country; that whilst certainly there must be extensive accommodation for the larger animals on a farm somewhere outside the city, the laboratories must be within the atmosphere of the University itself. It seemed to me in the early days of the departmental history that I should attract to its service men who would probably enjoy working in the following fields: 1. the genetical analyses of the breeds and of breeding methods in Great Britain, particularly in the case of the horse, cattle, sheep, pigs, and goats; 2. studies in the physiology — sex-physiology — of the pig; 3. the biology of the fleece of the sheep; 4. the genetics and sex-physiology of poultry; 5. the genetics and sex-physiology of the smaller animals, e.g., mice, rats, guinea-pigs, and rabbits. I decided that I needed the help of men who would bring to the department the points of view and the techniques of agriculture, genetics, biometry, cytology, and bio-chemistry; that, rather than strive to place still another gene on the map of the chromosomes of *Drosophila*, I should recognise that I could not hope to excel the Columbia School in the techniques which they have so amazingly cultivated, and that I should not be content with the more formal genetics, but should encourage my companions to concern themselves mainly with studies of the gene in action, in short, strive to develop a school of developmental and of sex-physiology. I decided that I must secure for these men salaries which ultimately should be not less, and preferably somewhat larger, than those of University chairs. It is not a sound policy that allows a first-rate man to be forced to leave research simply for financial reasons. I decided that I should not recruit women for higher grades of the staff, for the reason that the really able woman, almost without exception, is far too hard-working, knowing not how to waste time profitably. Nothing has occurred which has enforced any really considerable modification of this point of view. My task it has been and still is to secure opportunity for my col-

leagues to carry out investigations of a kind that might be expected to provide knowledge of the genetics and of the physiology of reproduction in the broadest sense of animals of economic importance. I have been fortunate in my men, and in my contacts with the agricultural advisers of the State, for these latter have been without exception men who could recognise the need for, and the possible value of, long distance research in animal breeding.

One of the outstanding problems in the British, especially in the Scottish, livestock industry, is that which is concerned with the question of the economic and biological possibilities of the improvement of the fleece of the mountain sheep. I am not concerned with the economical aspects of the problem: the department is deeply involved, however, with the biological. In Britain, wool is a by-product of sheep farming, and one that is sold by the farmer himself directly to the utiliser. There is a conflict of interests concerning this relatively unimportant by-product, for the fleece is valued by the manufacturer of textiles and by the breeder for very different reasons: to the breeder it is a covering which is a protection, effective or otherwise, to the sheep at all stages of its life, and, in the case of the mountain sheep in particular, this point of view dominates all considerations of monetary value. It is its value to the living sheep and not its value as the raw material of clothes for the human that is considered by the breeder and by my department. The textile manufacturer desires, above all else, a fleece that is free from kemp and from pigment; the breeder wants a fleece that shall protect its wearer at all times during life, and in many cases he holds strongly the opinion that it is not worth while financially setting himself the task of eradicating pigment from his stock and thereby setting up for himself standards other than those recognised by the flock book society, and further that there is a distinct association between kempiness and strength of fibre generally and constitutional vigour. It becomes the duty of an animal breeding research department, therefore, to examine such questions as this postulated relationship and to carry out genetical experimentation relating to the nature and mode of inheritance of the characters of the fleece.

At the very beginning of such work it was necessary to devise a system of measurements which would enable all those qualities of the fleece and of wool which are of importance to the breeder and to the manufacturer to be estimated and expressed in definite units. Such qualities are fineness, length, density, weight per unit area, com-

position (kinds and proportions of different fibres) and pigmentation. A technique for the estimation of fineness has been devised by my colleagues by which a value for average sample fineness is obtained by the calculation of a weight-length ratio involving the estimation of the number of centimetres of fibre that weigh a milligram. This technique is most satisfactory in that it is simple and convenient and the information obtained both convenient and accurate. Methods for determining the amount of staple variation, density, and so forth are being devised. When they have been shown to be satisfactory they will be employed in a survey of the breeds, being used to determine the characters of the different breeds and to define the kind and extent of variation within each herd. From such a survey would emerge indications for practical application. It would be possible to fix a standard type at which to aim in any particular herd if selection alone is to be employed. Such a standard can only be fixed after a complete analysis of the problem. From what we already know, it would seem to be a fact that if only a standard were to be defined there would be little difficulty in securing considerable improvement; the obstacle in the way of breed improvement, in my experience, is not that of breeding the right type but of defining the right type and of inducing the breeder to use his art and craft in securing it. But when the basis of excellence has been analysed, it will be found to be easier to breed for biological points than for the general approval of the manufacturer, an approval which changes with altering economic considerations. In my considered opinion, serious hybridisation work with reference to wool improvement should be postponed until such a survey as this has been carried out, for until then many of the characters, the mode of inheritance of which would be studied, cannot be accurately defined.

Pigment and pattern, on the other hand, are characters that can be studied straight away, and in fact a considerable amount of really important work relating to them has been and is being carried out. It is of some interest, even of amusement, to learn that in certain parts of Britain the sheep-breeders are obliged, for business reasons, to produce sheep with black or black patched faces. Butchers, knowing that the mutton of certain crosses is excellent, associate this excellence with the broken-coloured face that many breed-hybrids exhibit. They therefore are prepared to pay more for a sheep with a black-patched face than for a whole white one. Here, then, is yet another conflict of interests — the butcher's and the textile manufacturer's. It almost

becomes an additional duty to educate the butcher to the point of view that heterosis is not inevitably linked with pigmented face or with the heterozygous blue in the case of cattle.

Problems of fertility in the sheep are of considerable importance. Thus far, my colleagues have been mainly concerned with the analysis of flock book records and the problem has been considered with special reference to the effects of environment. Mountain sheep were classified according to whether they were kept under mountain, intermediate, or lowland conditions. The higher fertility of lowland, as compared with mountain, flocks of the same breed has been shown to depend on the greater prevalence of twinning, a lower percentage barrenness, a lower incidence of foetal atrophy, of still births and of early post-natal deaths. Differences in the condition of the ewes at tupping time, the date of service, the condition of the ewes at lambing time, the place of lambing, and in the methods of husbandry during and after lambing, are responsible for these variations. It has been found that ewes of five years yield the greatest fall of lambs and that the second year performance of a ewe is possibly a trustworthy indication of her future productivity.

Another study of great interest is one that concerns the relation of local environmental conditions to the distribution of purebred sheep in Great Britain. The development of certain breeds in particular more or less defined areas is a matter of history; their spread and subsequent location is a question involving many considerations, the most important of which must unquestionably be those of suitability to local environment. An attempt is in progress to determine the conditions apparently most suitable for the various pure breeds as depicted by their present geographical distribution. By mapping the distribution of all registered flocks, it has been possible to secure definite indications of the association of certain types of sheep with certain environmental conditions, climatic, geological, physical.

In order that a sympathetic mutual understanding between breeder and biologist may be developed, in order that problems of the breeder may be discussed with a view to finding out which of them are possibly amenable to genetical investigation, and in order to reconcile divergent and conflicting points of view, a Wool Breeding Council has been instituted. Its membership includes representatives of the various flock book societies, of the staffs of the appropriate research institutes and of the Ministry and the Board of Agriculture. Its functions can be

illustrated by reference to its most recent activity. A questionnaire was sent to selected textile manufacturers asking for statements concerning the present defects from the textile point of view of the fleeces of all the breeds of British sheep. In addition, the question was asked as to what increase in the price per pound would follow removal, through breeding, of these defects. The replies have furnished us with material for serious thought. The defects were emphasised, but it was found that in every case the statements were definitely uncritical and impressionistic. Moreover, no one undertook to pay more for fleeces without the defects listed. The biologist must move cautiously in this matter, for the problem is in the main one that falls into the field of economics. If and when it is financially worth the breeder's while to eradicate this or that defect, then this can be done, but until it has become profitable no breeder will bother his head about it. In the meantime, it is for us to secure relevant information concerning the nature and significance of these defects, to assess their biological value and to demonstrate the most rapid means of eradicating them if and when the breeder wishes to do so. The geneticist cannot advise on matters of marketing.

In the cases of the horse and of cattle, my colleagues have to restrict their genetic analysis to the examination of stud and herd books and of presently existing specimens. The Clydesdale and Aberdeen-Angus records have been systematically combed with a view to defining the role that inbreeding has played in the making of the respective breeds. Information of the greatest interest is emerging. We are learning how the breeders made their breeds and are satisfying ourselves that indeed those breeders who were successful, were successful because their operations were in accord with fundamental genetic principles disclosed and established since their times.

The cattle industry of Great Britain has long been dominated by the demands of the exporter, and many of our breeds have been fashioned to suit some overseas requirement. The export trade is slackening and it is recognised that the time is rapidly approaching when the breeder must consider primarily the home farm and the home market. Efforts are already being made to anticipate the demand for dual-purpose cattle that shall give milk, and in addition, young beef. We are watching with the greatest interest the operations now in progress. It is of interest to note that in Volume 9 of the Ministry

of Agriculture's Register of Dairy Cattle, 65 per cent. of the cows entered are of this dual-purpose type.

Prolificacy in cattle has commonly not been considered by the breeder at all carefully and the loss through relative infertility is very large. Twinning in the case of dairy cattle is feared because of the possible occurrence of the free-martin. Selection is now being practised by certain breeders to secure a 100 per cent. calf crop each year, and others are busily building up strains in which identical twins are the rule. In such an endeavour as this, an animal breeding research department can be of service.

In Great Britain there is yet another outstanding problem in the solution of which the aid of the geneticist is being sought: the problem of the production of the ideal pig, ideal in the estimation of the dealers in pork and in bacon. Here, as in the case of the sheep, the difficulty is not of the deliberate manipulation of heritable characters but is that which is concerned with the definition of those characters which have their market value. As yet there is no simple and sufficiently accurate standard of production. The pail and the egg-basket are certainly measures of productivity of the cow and of the hen, but by them alone the value of the animal cannot be accurately assessed. Since it is reasonable to postulate that the greatest advances in productivity within recent years have occurred in the cases of the dairy cow and the laying hen and have been coincident with the development of systems of measurement of productivity, it is reasonable to ascribe much of the improvement to the system of recording employed. There is need for a standard of productivity which in its application shall lead to the improvement of the pig. Pedigree without a record of productivity is no longer sufficient. In Denmark, Sweden, Germany, Canada, and the United States of America, a great deal has been done to define the characterisation of the ideal pig and to encourage its production: in Great Britain but little headway has been made. Recently in one competition the pigs were judged on the hoof, as carcasses and as bacon, and by the same authority. The animals which were placed first as bacon were unplaced when alive. It is clear that the ideal type of the bacon pig is not yet defined or not yet recognised by the bacon curer, and that the breeders generally are not producing this type of pig because they do not know exactly what is wanted and because as far as can now be ascertained, the ideal pig would not command a higher price than any other. The geneticist cannot help

until the characterisation of the ideal pig has been detailed and until the nature of these characters has been demonstrated by genetical experimentation. The Department is playing its part in this investigation. The genetics and physiology of prolificacy, milk yield, maternal instinct, early maturity, economy, and quality are being studied. At the Department there is now in being a type-testing station, and it may be expected that from it will emerge information of considerable value. While the most urgent problems are those that concern husbandry and marketing, it is now becoming recognised that it is indeed necessary for the farmer to breed the right type of pig, and that there is urgent need that this type be defined and its production by breeding made straightforward. As experimental material, the pig is highly satisfactory, and heretofore has not been used by us simply because of its high cost.

The organised poultry industry of England has of recent years seen the development of a National Poultry Institute, and investigations with problems of disease, nutrition, and breeding are actively in progress. The National Poultry Institute scheme is limited to England, but because of its manifest usefulness as experimental material, we in Edinburgh have been working with the fowl from the time of the inception of the Department, for studies in sex-physiology, fecundity, fertility, incubation, inbreeding, and disease resistance. Several of these matters are not being studied elsewhere in Great Britain at all systematically and our work is complementary to that of the English research stations.

The rabbit is now rapidly becoming an economically important animal in Great Britain, for pelts and also Angora wool can find a satisfactory market. In view of this fact, we have thought it desirable to organise an extensive rabbit section containing fur rabbits and Angoras so that genetical and physiological experimentation of a kind that may be useful to rabbit breeders can be carried out. Since this industry is in its infancy, it can be expected that the biologist will play a part in its development.

In order to supply ourselves and experimentalists generally with genetically satisfactory material, colonies of *Drosophila*, mice, rats, guinea-pigs, and rabbits are maintained, and careful systematic inbreeding with these, as also with poultry, is practised. In view of the fact that physiologists now recognise the necessity of genetic homogeneity in their experimental animals, it is, in my opinion, one of the

functions of an animal breeding research institution to make such material available. Moreover, these colonies provide the material for a great deal of observational research.

This brief and imperfect survey of the organisation and working of my department will serve to illustrate my conception of its function — to secure and to democratise knowledge concerning the physiology of reproduction and of inheritance with special reference to animals of economic importance through the genetical analysis of breeds and of present day breeding methods, through the experimental application of the principles and practices which result from the study of laboratory animals to the case of the animals of the farm, and through the search for new knowledge by means of planned experimentation with convenient material. It is my intention so to organise the Department that it shall attract in increasing numbers men from overseas who shall come to make personal contact with us, to carry out in our company appropriate investigations and to gain a first hand acquaintance with British breeds and British livestock breeders.

I am not of the opinion that the activities of my Department are likely to evoke, in my time, any considerable changes in breeding practices, since the need for changes in breeding and in husbandry is at the present time not nearly so acute as is the need for greater efficiency on the business side of farming. The lack of coherence in the farming community in Great Britain is noticeable even at the present time, although one of the most hopeful signs of vitality is that it is becoming recognised that combined effort towards organisation within the industry is an essential prerequisite of successful competition. It is becoming recognised, too, that organised methods of marketing will require uniformity in and larger quantities of the graded product. The farming community is turning from the oracular sympathy of the politician to the steady promise of reinforcement offered by the agricultural research services of the different countries. The livestock breeder at least is learning that science knows no political boundaries, for most of the help that the British animal breeder has sought and gained through my Department has come to me from some other country. To the geneticists of the world I convey the thanks of the British livestock breeder.

It is ever necessary to state clearly that in the opinion of the geneticist the ultimate value of his science to agriculture will be found to consist quite as much in the new methods which it introduces and

in the general point of view towards living things which it creates as in any specific addition to the number of the breeds and varieties of stock. The livestock population of the whole world is the experimental material of the animal geneticist and the breeders should be his collaborators. Before this can be so, there must be a sympathetic understanding between breeder and biologist. The prejudices of each must be considered by the other. The breeder who is successful, is successful because primarily he is a fancier and not a financier. A man does not keep a particular breed of animals merely for the reason that it is financially profitable to keep them. Of course, it is necessary in most cases that it should be profitable, but that is not the consideration which is stressed by the fancier, for he is at great pains to assert, even violently, that the breed he prefers is of all breeds the best. It is because the breeder is a fancier — a biologist — that contact with him can so readily be made if he be approached properly by one who also is a student. Commonly the breeder is suspicious and sceptical, expecting adverse criticism and unwelcomed patronage, and this attitude has to be corrected. The chemist and the physicist may speak to the general public without fear of interruption or of disagreement for in the atom and the electron there is great magic, but let the biologist, particularly the geneticist, speak of the bearing of his science upon human affairs, and commonly his voice is at once drowned in the contradiction of practical men; sex-biology is pre-eminently the field in which any and every one claims the right to air his or her particular theories: uncritical, impressionistic, anecdotal evidence is violently used to overthrow the conclusions of dispassionate experimentation. One must walk warily, avoiding unprofitable controversy with the permanently prejudiced, not opposing argument by argument, but quietly and continuously demonstrating verifiable fact which cannot be denied.

The Behavior of Mutable Genes

M. Demerec

Carnegie Institution of Washington, Department of Genetics,
Cold Spring Harbor, N. Y.

(With 5 text-figures)

By mutable genes is meant genes which mutate with high frequency; the best known being the genes determining the variegated pericarp of maize, and the variegated flowers of *Mirabilis*, *Antirrhinum* and certain other plants. In plants, mutable genes were known for a long time, and a large number of them have been described and studied. In animals, however, they were not discovered with certainty until recently (Demerec, 1926a).

The known mutable genes in plants are determiners of quite different characters. In the majority of cases their effect is shown as chlorophyll and flower-color variegations; but mutable genes determining different morphological characters, such as habit, shape of leaves, and shape of flowers, are almost as numerous. Several cases are described where physiological characters, such as sterility and semi-sterility, are determined by mutable genes. In animals four mutable genes are known, three in *Drosophila virilis*, and one in *D. melanogaster* (Plough, 1927). Of the mutable genes found in *D. virilis* one determines color of body, the other color of eyes and the third the size of the wings.

An attempt will be made in this paper to give a review of the behavior of the mutable genes of *D. virilis*, and to correlate such behavior with the behavior of the mutable genes described in plants.

Mutability

Before discussing the problem of the behavior of mutable genes, it might be well to present the evidence which justifies the use of the name "mutation" for the change occurring in so-called "mutable characters". Furthermore, it might be well to discuss the evidence which supports the assumption that these changes are due to mutations of the genes.

According to Correns (1910), a green and pale green variegated *Mirabilis* plant produces both variegated and entirely green branches. Seeds from the variegated branches reproduce the variegated type, while the green branches behave as either heterozygous or homozygous for green. The mutable miniature- α wing character of *Drosophila virilis* (Demerec, 1926b) when homozygous, produces miniature- α , mosaics of miniature- α and wild-type, and wild-type flies. Miniature- α and mosaic flies repeat the performance of the parents, while the wild-type males breed constant for the wild-type. In the green branches of variegated *Mirabilis*, and in part of the germ-cells of miniature- α *Drosophilas*, therefore, changes occurred which were transmitted to the progeny. In neither case could these changes be interpreted as due to normal segregation. They occurred unexpectedly. Now, if it is considered that a mutation is an unexpected heritable change, then the changes occurring in variegated plants and miniature- α flies could rightly be called mutations. The frequent occurrence of the

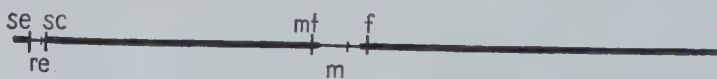


Figure 1. The map of the X-chromosome showing the regions where the changes occur when reddish- α and magenta- α revert.

changes must not be regarded as an obstacle to calling them mutations (Correns, 1919). It is not the frequency, but the type of the change which determines their nature.

What is the justification for the assumption that the mutable characters are due to gene mutations? The evidence obtained in the studies of the plant material indicates that changes in the gene were responsible for the observed behavior. This has been supported by the results obtained in the work with *Drosophila*, our extensive genetic knowledge of these flies enabling us to carry the tests further than has been possible in the case of plants. Limits of time, however, do not permit a detailed discussion of this question. That has been already done in another paper (Demerec, 1928). Only a summary will be given here. In the case of all three mutable characters of *D. virilis*, the observed facts eliminated the possibilities that the reversions were caused by recombinations of factors, by the complex genetic nature of the characters, or by abnormal behavior of chromosomes. The

favorable location of reddish- α and magenta- α made it possible to locate the changes in a region of the chromosome of less than three crossover-units in length in the case of reddish- α ; and in a region of about ten crossover-units in length in the case of magenta- α (Figure 1). The experimental evidence makes it difficult to imagine any chromosomal exchanges occurring in these regions as being responsible for the behavior of the mutable characters. It appears probable that in these regions changes occur which result in the reversion of reddish- α and magenta- α genes to their dominant wild-type allelomorphs.

The direction of mutability

As far as observed, all three mutable genes found in *D. virilis* mutated with high frequency in one direction only, namely, they reverted to the wild-type allelomorphs. Extensive tests were made with these derived wild-type flies. In all cases they behaved as constant for these allelomorphs.

In plants also, in a great majority of the cases described, the mutable characters reverted to what might be considered their wild-type allelomorphs. Imai (1925a), however, found that the willow-leaf character of *Pharbitis* mutates to its dominant maple leaf allelomorph. Both willow-leaf and maple-leaf characters are, however, recessive to the wild-type. In *Antirrhinum*, Baur (1926) described a line which gave frequently a dominant mutant called *crispa*. If it is assumed that the repeated appearance of *crispa* was caused by a mutable gene, then, in that case, the direction of mutability was from the wild-type to a dominant mutant.

In maize, Emerson (1917) found that the gene for pericarp color can mutate in two directions, namely from white to red and from red to white. The character *contracta* of *Plantago* as described by Ikeno (1923) mutates frequently to the wild-type, and the derived wild-type mutated back to *contracta*. In both cases, however, in maize and in *Plantago*, the mutability of the genes from dominant to recessive was rare as compared with the mutability in the reverse direction.

Time of mutability

There is a great difference between various mutable genes in the time when mutations occur. As far as could be determined from published descriptions in the majority of cases in which data were given, the mutable genes mutated with different frequency at different stages of the development of the organism.

The most restricted mutability so far observed was that of the gene for reddish- α body color of *Drosophila virilis* (Demerec, 1928). Reddish- α was found to be mutable at no other stage of development but the maturation division of heterozygous females. Mutability almost limited to the maturation division has been described for the characters *contorta* and *contracta* of *Plantago* (Ikeno, 1923) and for the cream flower-color character of *Pharbitis* (Imai, 1925b). The willow-leaf character of *Pharbitis* (Imai, 1925a) was found to mutate almost two and a half times as frequently at the maturation division, as it mutates in somatic cells.

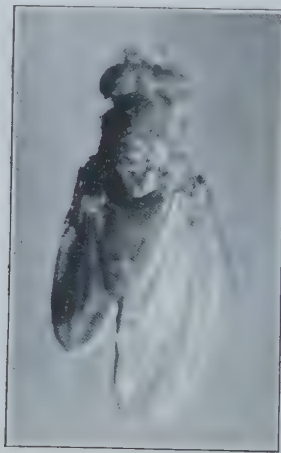


Figure 2. A fly mosaic for miniature- α and wild-type.

The different frequency of mutability at different stages of the somatic development was noted by Emerson (1914) in the case of the variegated pericarp of maize, where the mutability of the gene became more and more pronounced as the plant matured. A double change in mutability was observed in the case of the lavender flower character of *Delphinium* (Demerec, 1927b), where the gene in question had a high mutability in the early stages of the life of the plant, low mutability in the middle stages and again a high mutability at the end of the somatic development.

The results of investigations with the miniature- α gene of *Drosophila virilis* indicate that that gene could be made mutable either at the maturation division only or in the somatic cells only, or both at

the maturation division and in the somatic cells. It has been found that the change of mutability in this case was not caused by a change in the gene, but was due to the influence of other genes. It may be possible also, that in the other cases mentioned above some similar cause might be responsible for the variations of mutability observed at different stages of the development of the organism.

Frequency of mutation

The frequency of mutation of a mutable gene can readily be influenced by selection. This has been found to be true in several plants (*Zea*, *Mirabilis*, *Capsella*), and also in the case of reddish- α and minia-



Figure 3

Left wing mosaic of miniature- α and wild-type; right wing miniature- α . Both wings are taken from the same fly.



Figure 4

Left wing miniature- α ; right wing miniature- α and wild-type mosaic.

ture- α in *Drosophila virilis*. Especially interesting results were obtained with miniature- α . The importance of these data for the knowledge of the behavior of mutable genes may warrant a more detailed presentation.

The gene for miniature- α can mutate at all stages of the development of the fly, in the somatic cells as well as in the germ-cells. Somatic mutations produce mosaics of various types (figures 2, 3, 4), and mutations affecting the germ-cells give rise to wild-type individuals. Figure 5 gives the results of selection experiments made with the purpose of changing the frequency of germinal mutations in two miniature- α lines. In one line the selection was carried on for low germinal muta-

bility by breeding from the cultures which gave the lowest number of wild-type flies; while the second line was selected for high germinal mutability by breeding from the cultures which gave the highest number of wild-type individuals. The results of the selection were striking, as can be seen from figure 5. Thus in eight generations it has been possible to increase the frequency of germinal mutability in one line from almost zero to 54.8 per cent, and in another line to decrease it from 40.9 per cent to almost zero. In a similar manner, it has been possible to influence the frequency of somatic mutability.

As a result of selection three lines of miniature- α were isolated (Table 1).

Table 1
Behavior of Three Lines of Miniature- α

Generation	Low line				* Mosaic line			High line			
	+	mos	mt	% mos	+	mos	mt	+	mos	mt	% +
1	—	17	299	5.4	—	1,008	—	148	324	131	71.2
2	—	50	1,419	3.4	—	647	—	287	263	190	58.1
3	—	29	615	4.5	—	385	—	841	360	358	50.1
4	—	1	114	0.9	—	440	—	496	299	415	41.9
5	—	24	494	4.6	—	—	—	236	105	90	53.9
6	—	7	147	4.6	—	—	—	479	860	347	71.3
7	—	19	782	2.4	—	—	—	—	—	—	—
8	—	22	660	3.2	—	—	—	—	—	—	—
9	—	12	323	3.6	—	—	—	—	—	—	—
10	—	6	271	2.2	—	—	—	—	—	—	—
11	—	3	100	3.0	—	—	—	—	—	—	—
12	—	10	309	3.1	—	—	—	—	—	—	—
13	—	34	915	3.6	—	—	—	—	—	—	—
14	—	41	1,407	2.8	—	—	—	—	—	—	—
Totals	—	275	7,855	3.4	—	2,480	—	2,487	2,211	1,531	59.1

1st. A low mutable line which was kept for fourteen generations. During all that time no wild-type fly was found among the 8,130 individuals observed. The same line, however, gave regularly about 3.5 per cent of mosaic flies. Thus miniature- α in this line behaved as germinally constant, and somatically of low mutability.

2nd. A mosaic line which in four generations gave 2,480 individuals, all of them mosaics. Miniature- α of this line behaved as germinally constant and as very mutable somatically.

3rd. A highly mutable line which in six generations gave 2,487 wild-type, 2,211 mosaic, and 1,531 miniature- α individuals. Miniature- α of this line behaved as highly mutable, both germinally and somatically.

The question arose, what was the cause of the difference between the lines isolated by selection? Did a change occur in the miniature- α gene, or something else was affected by selection? Results of intercrosses between different lines gave the answer to these questions.

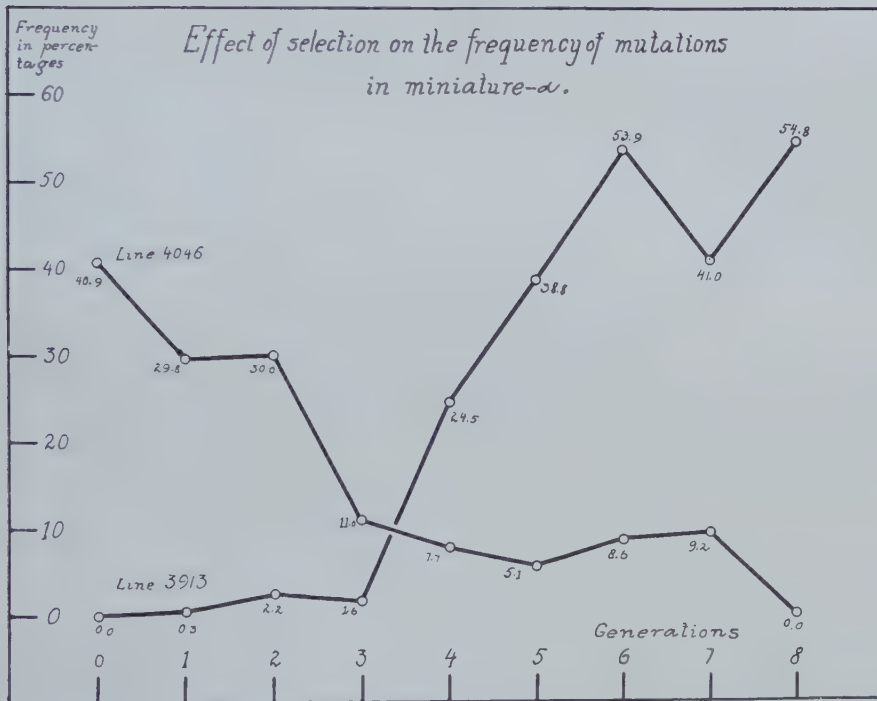


Figure 5

In table 2 the data are given which were obtained in crosses between the low-mutable and mosaic lines. In the F_1 generation almost all flies were mosaic. In back-crosses between the low mutable flies and F_1 mosaics, mosaic and miniature- α flies were obtained in approximately a 1 : 1 ratio. In the F_3 generation, the ratio between mosaics and miniatures approximated 3 : 1. From these results it is evident that somatic mutability is inherited as a dominant factor. From the results obtained in crosses between constant females and mosaic males it can

F_2 ?

be concluded that the factor ist an autosomal one. The mosaic line, therefore, differs from the low mutable one, in having a dominant autosomal factor (S) which stimulates the miniature- α gene to mutate in the somatic cells, but does not affect its germinal mutability. Linkage tests show (table 3) that the factor S is linked with rounded, and is therefore located in the second chromosome.

Table 2
Inheritance of Somatic Mutability

	+	mosaic	miniature
♀ low mutable × ♂ mosaic ♀'s	1	433	10
♂'s	—	442	6
low mutable × mosaic het.	2	13,822	13,440
mosaic het. × mosaic het.	1	1,496	513
mosaic × mosaic	—	2,480	—

Table 3
Location of Factor S

F ₁ mosaic × Rounded			F ₂ ♀ mt × ♂ F ₁		
Not Rounded			Rounded		
+	mos.	mt.	+	mos.	mt.
16	612	—	15	36	636

Test of mosaic Rounded ♂'s: 8 (mt × mos R) = mos 23 mt 588

In table 4 a summary is given of experiments which show that a dominant autosomal factor (M) is responsible for the germinal mutability of miniature- α . That the factor M does not affect the mutability of miniature- α in somatic cells is indicated by the fact that in several crosses where M was present, the germinal mutability was high and the somatic mutability very low.

From the experiments described above, it can be inferred that the miniature- α gene is in a mutable condition. When in a certain genetic environment, it behaves as an almost constant gene. By certain other genes, however, it can be stimulated to mutate to its wild-type allelomorph with a high frequency. The action of genes which stimulate

the mutability of miniature- α was found to be limited to a definite period of the development of flies, which period differed for different genes.

Table 4
Inheritance of Germinal Mutability

$\text{♀ mutable} \times \text{♀ constant}$			
F_1	♀ 9 mutable $(589 + : 328 \text{ mt.})$ $F_1 \text{ ♀} \times \text{♂ constant}$		
F_2	<table border="0"> <tr> <td>3 mutable (72 + : 328 mt) $\text{♀ constant} \times F_2 \text{ ♂}$</td><td>4 constant (13 + : 293 mt) $\text{♀ constant} \times F_2 \text{ ♂}$</td></tr> </table>	3 mutable (72 + : 328 mt) $\text{♀ constant} \times F_2 \text{ ♂}$	4 constant (13 + : 293 mt) $\text{♀ constant} \times F_2 \text{ ♂}$
3 mutable (72 + : 328 mt) $\text{♀ constant} \times F_2 \text{ ♂}$	4 constant (13 + : 293 mt) $\text{♀ constant} \times F_2 \text{ ♂}$		
F_3	<table border="0"> <tr> <td>5 mutable : 5 constant (153 + : 42 mt) (12 + : 319 mt)</td><td> ♀ 5 constant (0 + : 201 mt) </td></tr> </table>	5 mutable : 5 constant (153 + : 42 mt) (12 + : 319 mt)	♀ 5 constant (0 + : 201 mt)
5 mutable : 5 constant (153 + : 42 mt) (12 + : 319 mt)	♀ 5 constant (0 + : 201 mt)		

Effect of environment on mutability

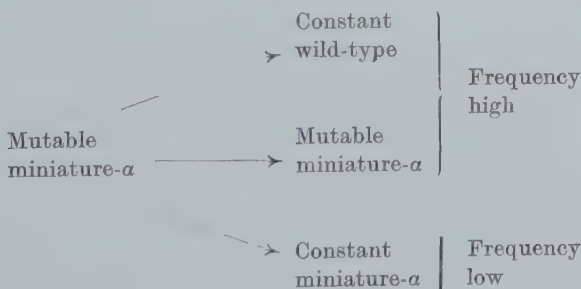
That the environmental conditions may affect the frequency of mutability has been indicated by the results obtained by Eyster (1926), in experiments with the variegated pericarp of maize. In his experiments, apparently, high temperature increased the mutability of the gene in the early stages of development of the seed and lessened the mutability in the later stages of development.

In the case of reddish- α in *Drosophila virilis*, increased age of the flies decreased the mutability of the gene (Demerec, 1928).

The behavior of the types derived from Miniature- α

A miniature- α gene which mutates both at the formation of germ-cells and in the somatic cells produces three kinds of progeny, namely:

Chart 1



(a) wild-type, (b) mutable miniature- α , and (c) constant miniature- α (Chart 1). Wild-type, as has been already mentioned, behaves as a constant; mutable miniature- α reproduces again the three types; and the constant miniature- α behaves as a constant in the presence of either M or S genes. In an experiment made to determine the relative frequency of these types, it has been found that while the frequency of wild-type and mutable miniature- α flies was about 37 per cent, and 63 per cent respectively, constant miniature- α was found only once among sixty flies tested.

Discussion

On the basis of the present knowledge of the behavior of mutable genes are we justified in forming a hypothesis to explain the nature of these genes? It seems to me that our knowledge on that subject is still too fragmentary to allow anything else but a working hypothesis. The results of the experiments obtained so far, can be explained by the assumption that the mutable gene is complex in structure. This explanation has been already suggested by Correns (1919) and by Anderson (not published) and accepted by Eyster (1924). The assumption, however, that the mutability of the gene is caused by a labile chemical condition, could explain the observed facts just as well and in some cases, better than complex gene hypothesis. Future experiments will have to determine, which, if either, of these two explanations is the right one. At present, however, unquestionable acceptance of any hypothesis might do more harm than good to the progress of the work on this problem.

Literature Cited

- Baur, E. 1926. Untersuchungen über Faktormutationen. II. Die Häufigkeit der Faktormutation in verschiedenen Sippen von *Antirrhinum majus*. III. Über das gehäufte Vorkommen einer Faktormutation in einer bestimmten Sippe von *Antirrhinum majus*. Zeitschr. induct. Abstamm. u. Vererbungslehre. **41**, 251—258.
- Correns, C. 1910. Der Übergang aus dem homozygotischen in einen heterozygotischen Zustand im selben Individuum bei buntblättrigen und gestreiftblühenden *Mirabilis*-Sippen. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. **28**, 418—434. (Ges. Abh., 656—671.)
- 1919. Vererbungsversuche mit buntblättrigen Sippen. I. *Capsella Bursa pastoris albovariabilis* und *chlorina*. Sitzungsber. d. Preuß. Akad. d. Wiss., **34**, 585—610. (Ges. Abh., 965—988.)

- Demerec, M. 1926a. Reddish — a frequently “mutating” character in *Drosophila virilis*. Proc. Nat. Acad. Sci., **12**, 11—16.
- 1926b. Miniature-alpha — a second frequently mutating character in *Drosophila virilis*. Proc. Nat. Acad. Sci., **12**, 687—690.
- 1927a. Magenta-alpha — a third frequently mutating character in *Drosophila virilis*. Proc. Nat. Acad. Sci., **13**, 249—253.
- 1927b. Quoted in Carnegie Inst. Washington Yearbook 26. (In press.)
- 1928. Mutable characters of *Drosophila virilis* I. Reddish-alpha body character. Genetics, **13**. (In press.)
- Emerson, R. A. 1914. The inheritance of a recurring somatic variation in variegated ears of maize. Amer. Nat., **48**, 87—115.
- 1917. Genetical studies of variegated pericarp in maize. Genetics, **2**, 1—35.
- Eyster, W. H. 1924. A genetic analysis of variegation. Genetics, **9**, 372—404.
- 1926. The effect of environment on variegation patterns in maize pericarp. Genetics, **11**, 372—386.
- Ikeno, S. 1923. Erblchkeitsversuche an einigen Sippen von *Plantago major*. Jap. Jour. Bot., **1**, 153—212
- Imai, Y. 1925a. Genetic behavior of the willow-leaf in the Japanese Morning Glory. Journ. Gen., **16**, 77—99.
- 1925b. Genetic studies in morning glory. XV. On the eversporting behavior of the cream flower in *Pharbitis* Nil. (Japanese.) Bot. Mag. Tokyo, **39**, (43)—(52). (Abstract in: Bot. Abstr., **15**, 546, 1926.)
- Plough, H. H. 1928. The genetics of “black suppressor” in *Drosophila melanogaster*. Verh. d. V. Internat. Kongr. f. Vererbungswissensch.

Chromosomenverhältnisse bei Mischlingen

Harry Federley

Institut für Genetik der Universität Helsingfors

(Mit Tafel I—III)

Dem Genetiker von heute erscheint es selbstverständlich, daß die Beziehungen zwischen experimenteller Genetik und Zytologie bei einem Kongreß für Vererbungswissenschaft zum Gegenstand von Vorträgen und Diskussionen gemacht werden. Beim letzten internationalen Kongreß für Genetik in Paris vor 16 Jahren lagen die Verhältnisse noch anders. Da hätte ein derartiges Thema fast Anstoß erregt und tatsächlich wurde über Chromosomen kein Wort verloren. Die führenden Vererbungsforscher von anno dazumal waren nämlich der Ansicht, daß Zytologen und Mendelisten nicht nur getrennt marschieren, sondern auch getrennt schlagen sollten. Die Verknüpfungen von experimentellen Ergebnissen mit zytologischen Beobachtungen wurden als für unsere junge Wissenschaft verhängnisvolle Spekulationen gestempelt. Noch in seinem Melbourne-Vortrage 1914 stellte sich Bateson, unser allgemein anerkannter Führer, der Chromosomenforschung gegenüber sehr ablehnend und gestand nur, daß die Entdeckung und Erforschung der Geschlechtschromosomen einen tatsächlichen Fortschritt bedeutete. Erst durch die *Drosophila*-Präparate der Morgan-Schule wurde er bekehrt und, wenn auch unter einer gewissen Reservation, für die Chromosomenforschung gewonnen.

Das Recht, an dem Ratstisch der Genetiker Platz zu nehmen, wurde den Zytologen zuerst bei der Behandlung von Fragen bezüglich der Vererbung bei Speziesbastarden anerkannt. Hier versagten die Methoden der Mendelisten und erst durch Heranziehung der Chromosomen wurde Licht über manches verwickelte Problem geworfen. Heute sind die Rechte der Chromosomenforscher bedeutend erweitert, dafür bringt der diesjährige Kongreß den besten Beweis. Wir werden noch viele Referate und Vorträge über Untersuchungen hören, in denen experimentelle und zytologische Methoden nebeneinander zur Anwendung gekommen sind und die schönsten und wichtigsten Resultate unserer Wissenschaft gezeitigt haben.

Zwar hatte schon 1911 die von Montgomery und Boveri ausgesprochene Hypothese, daß sich homologe paternelle und maternelle Chromosomen bei der Konjugation verbinden und bei der Reduktionsteilung wieder trennen, recht allgemeine Anerkennung gewonnen, und nachdem Correns und Sutton diese Hypothese mit der Mendelspaltung in Zusammenhang gebracht hatten, sah man in der Reduktionsteilung den Mechanismus der Mendelschen Vererbung. Aber die exakten Beweise für die Richtigkeit dieser Theorie fehlten noch. Jetzt besitzen wir solche. Ich erinnere an die Beweise für tatsächliche Spaltung bei der Reduktionsteilung durch die Erforschung der Haplonten: von Pascher an Algen, von Wettstein an Moosen, von Newell an Bienen und von Whiting an *Habrobracon*. Für die freie Kombination der paternellen und maternellen Chromosomen bei der Teilung sprechen wieder die von der McClung-Schule an Orthopteren ausgeführten Untersuchungen, von denen ich ganz besonders diejenigen, von Eleanor Carothers und Robertson hervorheben möchte. Und vor ein paar Jahren hat Seiler durch eine mühsame Untersuchung zweier in bezug auf ihre Chromosomen verschiedener Rassen von dem Schmetterling *Phragmatobia fuliginosa* bewiesen, daß die Chromosomen sich tatsächlich in jeder Einzelheit so verhalten, wie die Hypothese voraussetzt. Schließlich kann ich es nicht unterlassen, in diesem Zusammenhang die idealisch schönen Untersuchungen über „Non-disjunction“ von Bridges zu erwähnen, weil sie als ein Musterbeispiel dafür dienen können, was Mendelismus und Chromosomenforschung Hand in Hand miteinander leisten können.

Bei meiner Behandlung der Chromosomenverhältnisse bei Mischlingen gehe ich also von der Voraussetzung aus und sehe es als sicher bewiesen an, daß die Chromosomen die Träger der Gene sind, sowie daß die Spaltung und Neukombination von Genen in der Meiosis stattfindet. Es erscheint also logisch und nach unseren jetzigen Kenntnissen gut motiviert, die Chromosomen der Bastardmeiosis zum Gegenstand eines eingehenden Studiums zu machen. Hierdurch erhalten wir den besten und sichersten Einblick in die durch die Bastardierung hervorgerufenen Störungen des Vererbungsmechanismus der Mischlinge. Damit möchte ich jedoch nicht behauptet haben, daß alle bei Bastarden beobachteten Anomalien bloß als Störungen des Vererbungsmechanismus zu betrachten wären, im Gegenteil sind diese Anomalien unzweifelhaft sehr verschiedenartiger Natur, und es ist eine der wichtigsten Aufgaben der Bastardforschung, die Grenze zwischen den rein zell-

mechanischen, genetischen und entwicklungsphysiologischen Störungen zu entdecken und genauer aufzuziehen. Schon jetzt möchte ich mich noch gegen einen anderen Vorwurf wehren, nämlich den, daß ich dem Plasma keine Bedeutung bei der Vererbung zuspreche. Daß dem Plasma eine wichtige Aufgabe bei der Vererbung zukommt, wird wohl kein Genetiker verneinen. Nur über die Art dieser Aufgabe gehen die Ansichten auseinander. Für unser heutiges Thema kommt das Plasma nur als Milieu für die Chromosomen in Betracht.

Ehe ich zu meinem Thema übergehe, kann ich es nicht unterlassen, hervorzuheben, wie bedauerlich lückenhaft unser Wissen von den Chromosomenverhältnissen bei den Mischlingen ist. In der Regel beschränkt es sich auf die Gametogenese des männlichen Geschlechts, weil dieses für unsere Untersuchungen dankbarer ist, wogegen die entsprechenden Verhältnisse bei der Oogenese wegen der Schwierigkeiten, die mit einer solchen Untersuchung verknüpft sind, uns meistens unbekannt sind. Noch seltener sind die Mischlinge, bei denen neben den Chromosomenverhältnissen der Gametogenese auch diejenigen der somatischen Zellen klargelegt sind. Dies gilt besonders für die tierischen Bastarde, die in dieser Beziehung ein äußerst ungünstiges Material darbieten, wogegen die Botaniker in den Wurzelspitzen ein einigermaßen leicht erreichbares Untersuchungsmaterial besitzen.

In einer anderen Hinsicht sind unsere Kenntnisse auch sehr mangelhaft. Sie beschränken sich mit wenigen Ausnahmen auf die primären Bastarde oder die F_1 -Mischlinge, wogegen wir über das Verhalten der Chromosomen der späteren Bastardgenerationen fast gar nichts wissen. Da die F_1 -Mischlinge sehr oft mehr oder weniger steril sind, so ist eine F_2 -Generation in der Regel schwer zu erzielen. Die Sterilität der F_1 -Individuen ist jedoch meistens keine gametische, sondern eine zygotische, also wären Rückkreuzungen mit den reinen Elternarten dennoch öfter ausführbar. Trotzdem gehören systematisch durchgeführte Kreuzungsversuche dieser Art, kombiniert mit Chromosomenuntersuchungen, zu den Seltenheiten der vererbungswissenschaftlichen Literatur, eine Tatsache, die in Betracht der ungeheuer mühsamen Untersuchungen nicht erstaunlich, aber deswegen nicht weniger bedauerlich ist.

Das Interesse der Genetiker, die sich mit der Erforschung der Chromosomenverhältnisse bei Mischlingen befaßt haben, hat sich um eine Anzahl Fragen gesammelt, von denen ich heute einige zur Diskussion bringen möchte, weil sie mir besonders wichtig vorkommen und miteinander eng verknüpft sind. Es sind die folgenden:

1. die Chromosomenzahl der Mischlinge im Vergleich zu derjenigen der Eltern,
2. die Affinität zwischen den in dem Mischling zusammengebrachten Chromosomen der Eltern bei der Gametogenese,
3. die durch die gestörte Affinität verursachten Abweichungen von der regelrechten Mendelspaltung,
4. die aus denselben Ursachen hervorgerufene Sterilität oder herabgesetzte Fertilität der Mischlinge.

Daß bei den Untersuchungen der Chromosomenverhältnisse bei Mischlingen die Anzahl der Chromosomen die Zytologen ganz besonders gefesselt hat, ist begreiflich. Denn in der Chromosomenzahl besitzen wir ein Merkmal, das wegen seiner hochgradigen Konstanz äußerst wertvoll ist. Zunächst einige Worte über diese Konstanz.

Schon lange weiß man, daß die Chromosomenzahl in den Somazellen weniger konstant ist als in den Geschlechtszellen. Durch seine Untersuchungen an *Oenothera scintillans*-Somazellen mit verschiedener Chromosomenzahl konnte Hance jedoch zeigen, daß die Zahl hier von sekundärer Bedeutung ist. Seine gewissenhaften Messungen ergaben bekanntlich, daß die Summe der Länge von sämtlichen Chromosomen in allen Zellen dieselbe war und dies ganz unabhängig von der Zahl. Hance schloß hieraus mit Recht, daß die Chromomeren überall dieselben waren und daß sie nur zu verschieden großen Verbänden, d. h. Chromosomen zusammengetreten waren. Das Genom war also in allen Zellen derselben Pflanze identisch, und nur die Verteilung der Gene auf eine bestimmte Anzahl Chromosomen zeigte gewisse Aberrationen. Zellphysiologisch scheint eine solche verschiedenartige Verteilung der Chromomeren von geringer oder gar keiner Bedeutung zu sein.

Wie steht es mit den Zahlenverhältnissen bei der Gametogenese, die uns in erster Linie interessieren. Bekanntlich wird die Konstanz hier als eine weit hochgradigere angesehen und dies mit vollem Recht. Jeder, der sich für die Chromosomenzahlen interessiert und auf diesem Gebiete Erfahrung gesammelt hat, kann dies bestätigen, und dennoch wird er von einzelnen Fällen von Zahlaberrationen berichten können. Wenn auch diese von derselben Art wie die von Hance bei *Oenothera*-Somazellen beschrieben sind — was wohl nicht selten der Fall sein dürfte — so spielen sie hier eine ganz andere Rolle, als in den Somazellen. Sie können ernste Störungen der Meiosis hervorrufen und die Fertilität gefährden.

Ich glaube, man geht nicht fehl, wenn man behauptet, die Ansicht dränge immer mehr durch, daß die Chromosomen ihrer Natur nach oft Sammelchromosomen sind. Seitdem Boveri die langen *Ascaris*-Chromosomen als Sammelchromosomen charakterisierte, sind die nachgewiesenen Fälle, in denen sich Chromosomen zu größeren Verbänden zusammenschlossen, immer zahlreicher geworden. Solche Verbände höherer Ordnung können einmal nur während einer bestimmten Periode im Leben auftreten, um sich wieder aufzulösen, oder sie können nur bei dem einen Geschlecht vorhanden sein, und sie können schließlich bei einer Rasse vorkommen, bei einer anderen nahestehenden dagegen fehlen.

So sollen nach Untersuchungen von Goldschmidt an *Lymantria dispar* während der Diakinese Sammelchromosomen auftreten, die jedoch in den Reifeteilungen wieder zerfallen.

Bei der nahestehenden *Lymantria monacha* ist es Seiler gelungen, festzustellen, daß vier Chromosomen zeitweise eine Koppelung eingehen und daß diese bei den beiden Geschlechtern in verschiedene Entwicklungsperioden fallen. Beim Männchen bilden sich die Sammelchromosomen vor der Reduktionsteilung, beim Weibchen vollzieht sich die Koppelung erst nach der Reduktion und vor der zweiten Reifungsteilung. Daß dieser Unterschied für den Vererbungsmechanismus von größter Bedeutung ist, hat Seiler schon auseinandergesetzt, und er betont besonders, daß die Koppelungsverhältnisse in mendelistischem Sinne bei den Geschlechtern auch verschieden sein müssen.

Bei seiner schon erwähnten Untersuchung von *Phragmatobia fuliginosa* hat Seiler schließlich gezeigt, daß bei einer Rasse ein kleines Chromosom immer mit dem X-Chromosom fest verbunden ist, wogegen es bei einer anderen immer frei bleibt.

Daß das Geschlechtschromosom mit einem Autosom gekoppelt sein kann, kannten wir schon früher, und gerade dem Zufall, daß ein Individuum mit einer schwachen Koppelung zur Untersuchung kam, verdanken wir die Entdeckung des Geschlechtschromosoms bei *Ascaris*. Bei *Drosophila Willistoni* konnte die Koppelung des X-Chromosoms mit einem Autosom nur durch die Analyse der Erbfaktoren festgestellt werden. Solche Koppelungen zwischen bestimmten Chromosomen sind vermutlich keine Seltenheit. Es braucht auch keine eigentliche Koppelung vorzuliegen, sondern nur eine besondere Anziehung zwischen gewissen Chromosomen, eine Affinität im Sinne Malinovskys. Mit diesem vielleicht nicht ganz glücklich gewählten Terminus bezeichnet

Malinovsky die Neigung gewisser Chromosomen, sich endweise zu verkleben oder wenigstens bei der Reduktionsteilung zum selben Pol zu wandern und betont die Bedeutung dieses Phänomens für die Vererbung. Die Kombinationsmöglichkeiten werden geringer und die Zahlverhältnisse verändert. Die durch Untersuchungen von Cleland und Håkansson festgestellte endweise Verbindung gewisser Chromosomen zu Ketten bei den Oenotheren hat unser Verständnis von den komplizierten Vererbungsverhältnissen dieser Dauerbastarde erleichtert. Ich möchte jedoch Prof. Malinovsky nicht durch weitere Auseinandersetzungen zuvorkommen. Er wird uns selbst über seine Untersuchungen Bericht erstatten. Nur auf einem Punkt möchte ich die Frage von den Koppelungen zwischen nicht homologen Chromosomen weiter verfolgen. Es scheint mir nämlich, als ob das durch eine Kreuzung zu Wege gebrachte Zusammenführen zweier verschiedener haploider Chromosomengarnituren auf die Koppelungen Einfluß ausüben könnte.

Für die Ansicht, daß Kreuzung die Koppelungsverhältnisse verändern könne, sprechen die Maiskreuzungen Kuwadas. Hier ergaben Kreuzungen zwischen Maisrassen, von denen die eine haploid 10, die andere 12 Chromosomen besaß, verschiedene Resultate. Der Bastard zeigte nämlich in einigen Kombinationen 10, in anderen dagegen 12 Chromosomen, und Kuwada meint, die Chromosomenzahl wäre hier nur von geringer Bedeutung. Er vermutet nämlich, daß bei der Rasse mit 10 Chromosomen 2 Paar Chromosomen der Rasse mit 12 Chromosomen miteinander gekoppelt sind und daß diese Koppelung in einer Bastardkombination ausgelöst wird, in einer anderen dagegen verhindert wird¹⁾.

Ich möchte mir erlauben, hier einen zwar noch nicht klargelegten Fall anzuführen, der meiner Ansicht nach auch dafür spricht, daß eine Kreuzung eine Koppelung von Chromosomen hervorrufen und demzufolge die Chromosomenzahl herabsetzen kann.

Die nordische Rasse von dem Schmetterling *Dicranura vinula* unterscheidet sich von der mitteleuropäischen Form, und zwar nur in dem männlichen Geschlecht, das infolge der mangelhaft entwickelten Schuppen auf den Flügeln fast durchsichtig ist. Beide Rassen besitzen haploid 21 Chromosomen. Von den wenigen von mir untersuchten

¹⁾ Nach den neueren Untersuchungen von Kiesselbach und Petersen ist die Chromosomenzahl beim Mais 10, und die Verfasser vermuten, daß Kuwadas abweichende Zahlen auf Fehlrechnungen zurückzuführen sind.

Mischlingen zwischen diesen beiden Rassen zeigen die Männchen nur 20 Chromosomen in beiden Reifungsteilungen, während das Weibchen in den entsprechenden Stadien immer 21 Chromosomen wie die beiden Elternrassen hat. Hier dürften sich also zwei Chromosomen in der Meiosis des F_1 -Männchens miteinander verbunden haben. Die Untersuchung der Chromosomenverhältnisse bei den Rückkreuzungsmischlingen und den F_1 -Individuen ist noch unvollständig.

Was uns hier interessiert, ist der Parallellfall einerseits mit den Maiskreuzungen Kuwadas, anderseits mit dem von Seiler bei *Lymantria monacha* beobachteten Verhalten der Chromosomen, von denen, wie schon erwähnt, sich vier im männlichen Geschlecht während der Reifungsteilungen zu einem Sammelchromosom vereinigten, wogegen dies im weiblichen Geschlecht erst nach der Reduktionsteilung geschah. Also auch bei *Dicranura* ist die Neigung zu einer Verbindung zweier Chromosomen beim Männchen kräftiger und fehlt sogar wahrscheinlich ganz beim Weibchen.

In den eben angeführten Beispielen von Veränderungen der Chromosomenzahl haben wir es mit Fällen zu tun, in denen die Veränderung nur die Folge einer verschiedenartigen Verteilung der Chromomeren ist. Diese sind an der Zahl unverändert und das Genom bleibt demzufolge auch von diesem Prozeß vollständig unberührt. Für die individuelle Entwicklung scheint eine der Zahl nach verschiedene Verklebung der Chromosomen bedeutungslos zu sein. Es ist deshalb erklärlich, daß Arten, die einander ganz nahe stehen, sehr verschiedene Chromosomenzahlen besitzen können. Die Genome können trotzdem sehr ähnlich sein. Der Unterschied liegt nur in der Verteilung der Chromomeren. Und es ist deshalb auch erklärlich, daß große Differenzen in der Chromosomenzahl auf den Ausgang der Bastardierung selbst keinen Einfluß ausüben. Als Beispiel einer in bezug auf die Chromosomenzahl extremen Bastardierung wird gewöhnlich die von Collins und Mann ausgeführte Kreuzung von *Crepis biennis* und *C. setosa* angeführt. Diese Art besitzt haploid 4, jene 20 Chromosomen; der Unterschied beträgt also 16 Chromosomen, und trotzdem gedeihen die Mischlinge vorzüglich und sind sogar zum Teil fertil. Aus dem Tierreich möge ein Gegenstück hier Erwähnung finden. Ich habe mehrmals zwei Schmetterlinge, *Cerura furcula* und *C. bifida*, die einander zum Verwechseln ähnlich sind, miteinander gekreuzt und zahlreiche Bastarde erhalten, die sich ausgezeichnet entwickelten, und dennoch beträgt der Unterschied in der Chromosomenzahl hier 20. *Bifida* hat nämlich

haploid 49, *furcula* dagegen nur 29 Chromosomen. Hier ist der Mischling im weiblichen Geschlecht vollständig steril, und es scheint, als ob hier sogar gametische Sterilität vorliege, denn es ist mir nie gelungen, einen eigentlichen Kern in den Eiern zu finden, sondern nur Chromatinbrocken. Dagegen bildet das Bastardmännchen einzelne funktionsfähige Spermatozoen, die mit den Eiern der beiden Elternarten mehr oder weniger lebensfähige Individuen bilden können.

Es besteht also kein Zweifel, daß die Differenz in der Chromosomenzahl für die Entwicklung der F_1 -Individuen von keiner Bedeutung ist. Bei der Bildung der Gameten dagegen kann und wird sie sogar meistens sehr verhängnisvoll sein.

Wir kommen jetzt zu den Fällen, in denen eine nicht durch Kopplung verursachte Verminderung der Chromosomenzahl stattfindet und mit einer gleichzeitigen Veränderung der Genome verbunden ist.

Hierher gehören die Fälle von Elimination ganzer Chromosomen bei dem Mischling. Sie kann in verschiedenen Entwicklungsperioden vollbracht werden. Bei den bekannten, von Baltzer untersuchten Echiniden-Bastarden werden in gewissen Kombinationen die paternellen Chromosomen mit einzelnen Ausnahmen schon in den ersten Furchungsteilungen oder bei der Gastrulation eliminiert, so daß die Entwicklung sich mit fast lauter maternellen Chromosomen fortsetzt und der Bastard demzufolge mehr oder weniger matroclin wird. Bei dieser Form der Elimination spielt wohl das Plasma eine entscheidende Rolle. Es bietet den paternellen Chromosomen nicht das richtige Milieu, weshalb diese degenerieren und schließlich ausgestoßen werden. Von der Gametogenese solcher Bastarde, wie die von Baltzer untersuchten, wissen wir leider nichts, da sie schon früh absterben.

Eine andere Form von Elimination ganzer Chromosomen und eine sehr gewöhnliche treffen wir bei der Meiosis. Als ein besonders schönes Beispiel möchte ich den von J. Clausen in seiner gründlich durchgeführten Vererbungsanalyse der intra- und interspezifischen Mischlinge von *Viola tricolor* und *arvensis* beobachteten Fall bei einer Kreuzung zweier *arvensis*-Rassen anführen. Beide hatten die haploide Zahl 17, aber der Mischling bildete Gameten mit nur 16 Chromosomen, und da er fertil war, wurde er der Stammvater einer neuen konstanten Rasse mit 16 Chromosomen. Clausen konnte nachweisen, daß der Verlust in der Meiosis entsteht und die Folge der geringen Affinität zwischen den Partnern des später eliminierten Chromosomenpaares ist. Diese Chromosomen konjugieren nämlich nicht miteinander und

nur die 16 normalen Gemini werden in die Spindel aufgenommen, und bloß die Chromosomen dieser Gemini bilden die Kerne, während die nicht konjugierten ausgestoßen werden. Hier ist es also die Affinität zwischen den im Mischling zusammengeführten Chromosomen, die für die haploide Chromosomenzahl entscheidend ist. Eine Elimination von Chromosomen bei Mischlingen, in denen die Elternchromosomen nur geringe Affinität zueinander besitzen, ist durchaus keine seltene Erscheinung, und wie wir sehen werden, kann sie sogar als ein Remedium eines in bezug auf die Genome nicht gut balanzierten Bastards betrachtet werden.

Die Affinität zwischen den im Mischling kombinierten fremden Chromosomensätzen kann aber auch in anderer Weise die Chromosomenzahl beeinflussen und ist überhaupt von allergrößter Bedeutung sowohl für die Art der Vererbung als für die Fruchtbarkeit des Mischlings.

Nur wenn zwei Arten mit derselben Chromosomenzahl miteinander gekreuzt werden und die Affinität zwischen den artfremden Chromosomen im Mischling so stark ist, daß alle Chromosomenpaare eine normale Konjugation eingehen, wird der Bastard dieselbe haploide Chromosomenzahl wie die Eltern aufweisen.

Ist dagegen die Affinität so stark herabgesetzt, daß eine Bindung zwischen den fremden Chromosomen überhaupt nicht zustande kommt, so können die Gameten des Mischlings im extremsten Fall sämtliche Chromosomen der Eltern erhalten und demzufolge eine Verdoppelung der Chromosomenzahl zeigen. Selbstverständlich unter der Voraussetzung, daß keine Elimination stattgefunden hat.

Zwischen diesen beiden Äußerlichkeiten, einer unveränderten oder einer verdoppelten Chromosomenzahl, können alle Zwischenstufen vorkommen. Die Chromosomenzahl wird teils von der Anzahl Chromosomen, die Affinität zueinander haben, teils von dem Verhalten der unkonjugierten Chromosomen während der Meiosis bestimmt. Hierüber näher bei der Erörterung der Affinität.

Die Bastarde brauchen jedoch nicht immer eine verminderte Affinität aufzuweisen. Überraschenderweise kann eine Kreuzung unter Umständen eine entgegengesetzte Wirkung haben und die Auflösung einer Affinität veranlassen, die sich früher nicht geäußert hat.

Bei der Kreuzung polypler Formen hat es sich erwiesen, daß die homologen Chromosomen des einen Elternsortiments im Mischling untereinander konjugieren. Diese sogenannte Autosyndese ist eine

sehr auffallende Erscheinung, die natürlich die Chromosomenverhältnisse beim Mischling in mannigfacher Weise umgestalten kann.

Einer der schönsten Fälle von Autosyndese ist von Hildur Ljungdahl bei *Papaver*-Kreuzungen beschrieben worden. Der Bastard zwischen *Papaver striatocarpum*, $n = 35$, und *P. nudicaule*, $n = 7$, besitzt die haploide Chromosomenzahl 21. Diese Zahl entsteht dadurch, daß die 7 *nudicaule*-Chromosomen mit 7 *striatocarpum*-Chromosomen konjugieren, und die übrig gebliebenen 28 *striatocarpum*-Chromosomen 14 Gemini bilden; also werden zusammen 21 Gemini gebildet. Die Kreuzung hat hier eine Bindung von Chromosomen hervorgerufen, die bei der reinen Art nie beobachtet worden ist. Wurde nun dieser neue Bastard mit 21 Chromosomen mit *nudicaule*, $n = 7$, rückgekreuzt, so entstand eine neue Bastardform mit haploid 14 Chromosomen. Die Verhältnisse liegen nach den geradezu schematisch wirkenden Abbildungen so klar, daß eine andere Deutung als diejenige der Verfasserin kaum möglich ist.

Über einen ähnlichen Fall von Autosyndese, durch Bastardierung ausgelöst, berichten Collins und Mann. Der schon erwähnte Bastard zwischen *Crepis biennis*, $n = 20$, und *C. setosa*, $n = 4$, zeigt in der Meiosis 10 bivalente und einzelne, höchstens 4 univalente Chromosomen. Hier haben also die 20 *biennis*-Chromosomen untereinander konjugiert, wogegen die auch morphologisch untereinander sehr verschiedenen *setosa*-Chromosomen keinen Partner gefunden haben.

Auch Clausen hat bei seinen Bastarden zwischen einigen Rassen von *Viola tricolor*, $n = 13$, und von *V. arvensis*, $n = 17$, mehr als 13 bivalente Chromosomen gefunden und schließt hieraus, daß in einigen Fällen einzelne *arvensis*-Chromosomen miteinander konjugieren können. Schon hier möge erwähnt werden, daß Clausen bei anderen Mischlingen zwischen denselben Arten ein gewissermaßen entgegengesetztes Verhalten der Chromosomen beobachtet hat, nämlich eine sehr geringe Affinität zwischen den *tricolor*- und den *arvensis*-Chromosomen, ein Verhalten, das zu der Entstehung neuer Rassen mit einer bedeutend vergrößerten Chromosomenzahl führt.

Ehe ich meine vielleicht zu eingehende Zusammenstellung der Chromosomenzahlverhältnisse bei Mischlingen abschließe, möchte ich noch ein Phänomen streifen, nämlich das nicht ganz seltene Vorkommen von Tetraploidie bei Bastarden.

Es wurde schon erwähnt, daß bei Bastarden unter Umständen eine Verdoppelung der Chromosomenzahl in den Gameten zustande kommen

kann und daß diese die Folge der fehlenden Affinität zwischen den artfremden Chromosomen ist. Diese verhalten sich nämlich in den Reifungsteilungen wie Somachromosomen und machen in beiden eine Längsteilung durch. Es entstehen also diploide Gameten, und wenn sich zwei solche miteinander verbinden, so müßte ein tetraploides Individuum entstehen. Ein solcher Fall ist bis jetzt nicht direkt beobachtet worden. Dagegen sind tetraploide Bastarde zuweilen in Kulturen aufgetreten, ohne daß man ihre plötzliche Entstehung hat erklären können.

Wir haben soeben in dem Vortrag von Prof. Rosenberg von einer Anzahl solcher Bastarde gehört. Was uns in diesem Zusammenhange besonders interessiert, ist, daß der diploide Bastardtypus, aus dem der tetraploide hervorging, steril ist, während die Verdoppelung der Chromosomen vollständige Fertilität herbeigeführt hat. Und in einigen Fällen ist die Sterilität des Bastards beweislich mit einer fehlenden oder wenigstens nur partiellen Geminibildung verbunden. Somit liegt die Vermutung nahe, daß zwischen der Tetraploidie und der fehlenden Affinität der fremden Chromosomen ein kausaler Zusammenhang besteht.

Schon 1914 habe ich den Gedanken ausgesprochen, daß man sich die Entstehung von *Oenothera gigas* so vorstellen könnte, daß infolge einer ausgebliebenen Konjugation zwischen zwei Chromosomensätzen von *Oenothera Lamarckiana* diploide Gameten gebildet würden. Der zwar seltene, jedoch mögliche Zufall einer Verbindung zweier solcher diploider Gameten könnte also zur Entstehung der tetraploiden *Gigas*-Form führen. Seitdem ist die Bastardnatur von *Lamarckiana* sicher festgestellt und es erscheint nicht unmöglich, daß in gewissen Fällen die *Velans*- und *Gaudens*-Genome sich nicht verbänden und somit eine *Gigas*-Gamete bildeten.

Wie die tetraploiden Bastarde entstanden sind, wissen wir, wie gesagt, im allgemeinen nicht. Karpechenko ist es jedoch gelungen, festzustellen, wie die fertilen tetraploiden Bastarde der Kreuzung *Raphanus sativus* und *Brassica oleracea* gebildet werden. Auch hier fehlt die Affinität zwischen den *Raphanus*- und *Brassica*-Chromosomen vollständig, und demzufolge findet keine Konjugation statt. Eine Längsteilung der Chromosomen scheint zwar selten zu sein, kann jedoch auch vorkommen. Häufiger und wichtiger ist die Unterdrückung der Teilung und Bildung eines Kerns mit sämtlichen Chromosomen der beiden Eltern. Die fehlende Affinität scheint mir auch hier der

Nervus rerum zu sein, und ich glaube, die Vermutung ist berechtigt, daß sie auch bei der Entstehung der übrigen tetraploiden Bastarde eine sehr wichtige Rolle spielt. Ich denke speziell an den von Clausen und Goodspeed entdeckten Bastard *Nicotiana glutinosa* \times *tabacum* und die von Tschermak und Bleier beschriebenen *Aegilops*-Weizenbastarde.

Ich schließe hiermit meine Darstellung der Chromosomenzahlverhältnisse bei den Mischlingen. Aus dieser dürfte hervorgegangen sein, daß die Chromosomenzahl der Mischlinge von sehr verschiedenen Faktoren bestimmt wird. Sie kann ohne eine Veränderung des Genoms durch Koppelung der Chromosomen zu größeren Verbänden oder Zerfall derselben in kleinere Einheiten resp. vermindert oder vergrößert werden. Meistens wird die Veränderung der Zahl jedoch gleichzeitig mit einer Elimination oder umgekehrt einer Aufnahme gewisser Chromosomen verbunden sein, bei welchen Prozessen die Konjugation der Chromosomen und die Art der Verteilung der nicht konjugierten univalenten Chromosomen von entscheidender Bedeutung sind. Nur ein sorgfältiges Studium der ganzen Entwicklung des Mischlings und vor allem der Gametogenese kann uns einen Einblick in die Art der Veränderungen der Chromosomenzahl schenken.

Über die Natur dieser verschiedenen Vorgänge wissen wir so gut wie nichts. Welches die kausalen Beziehungen zwischen Bastardierung und Autosyndese sind, scheint uns vollständig rätselhaft und ebenso schwer verständlich ist uns der Einfluß der Bastardierung auf die Verteilung der Chromomeren auf eine verschieden große Anzahl von Chromosomen. Leichter faßbar kommen uns dagegen die durch Störungen der Chromosomenkonjugation verursachten Veränderungen der Zahlverhältnisse vor, obgleich wir gestehen müssen, daß, was wir Affinität der homologen Chromosomen nennen und deren Wirkung wir beobachten können, nur ein Terminus ist, mit dem wir etwas gänzlich Unbekanntes bezeichnen.

Die Zahl der Chromosomen ist für das Gelingen einer Kreuzung belanglos, nur die zusammengebrachten Genome entscheiden, ob ein lebensfähiger Mischling entsteht. Dagegen ist die Chromosomenzahl für die Bildung funktionsfähiger Gameten von allergrößter Bedeutung, wie wir gleich erfahren werden.

Die drei übrigen Fragen, diejenige von der Affinität, von dem Vererbungsmodus und von der Sterilität, sind so eng miteinander

verknüpft, daß wir sie, um Wiederholungen zu vermeiden, zusammen behandeln.

Wenn bei einem Mischling vollständige Affinität zwischen den Elternechromosomen vorhanden ist und alle Chromosomen einen Partner finden, so wird wohl meistens eine regelrechte Mendelspaltung die F_2 -Generation kennzeichnen, und die Fertilität wird unvermindert sein. Nach unseren jetzigen Erfahrungen scheint es nicht überraschend, daß eine normale Konjugation der Chromosomen eine unerläßliche Bedingung für die Mendelspaltung und ebenfalls für die Fruchtbarkeit ist. Dagegen braucht umgekehrt eine normale Chromosomenkonjugation nicht immer von einer vollständigen Fertilität und Mendelspaltung begleitet zu sein. Denn es kommen auch Störungen anderer Art vor, die die Fortpflanzungsfähigkeit eines Mischlings beschränken. Besonders bei Pflanzen sind solche Störungen bekannt. Das Plasma kann beispielsweise auf die paternellen Chromosomen eine schädliche Einwirkung ausüben, oder Lethalfaktoren können für das Schicksal des Mischlings verhängnisvoll werden. Ein Beispiel eines solchen Falles möge hier angeführt werden.

Die beiden *Drosophila*-Arten *melanogaster* und *simulans* sind einander so ähnlich, daß sie von einem in der Dipterologie ungeschulten Auge unmöglich voneinander unterschieden werden können. Ihre Chromosomenverhältnisse zeigen auch eine vollständige morphologische Kongruenz und trotzdem können die Arten nicht leicht gekreuzt werden und die Bastarde sind vollständig steril, wie Sturtevant durch eingehende Versuche gezeigt hat. Von den Chromosomenverhältnissen wissen wir nicht viel. Bonnier hat die Metaphase eines Oogoniums beim Mischling abgebildet; die homologen *simulans*- und *melanogaster*-Chromosomen liegen hier ebenso schön zu Paaren geordnet wie bei den Eltern und den Dipteren überhaupt, woraus man den Schluß ziehen kann, daß eine gewisse Affinität vorhanden ist. Ob dagegen eine regelrechte Konjugation stattfindet, ist meines Wissens nicht bekannt. Wir haben jedoch keine Veranlassung, die Ursachen der Sterilität in der fehlenden Affinität zu suchen.,

Mischlinge zwischen systematisch einander fernstehenden Eltern mit derselben Chromosomenzahl und normaler Konjugation sind nicht in großer Anzahl bekannt. Unter den Lepidopteren gibt es einige Beispiele, in denen sowohl die experimentelle, als auch die zytologische Analyse zur Anwendung gekommen ist. Die beiden Sphingiden *Chaerocampa elpenor* und *Metopsilus porcellus* haben beide haploid 29 Chromo-

somen, und der Bastard zwischen ihnen zeigt dieselbe Zahl, und zwar in beiden Geschlechtern. Die Konjugation der gattungsfremden Chromosomen geschieht beim Mischling ebenso regelmäßig, wie bei den Eltern, und das Männchen ergibt, mit den beiden Eltern rückgekreuzt, Mischlinge mit ungestörter Fertilität und einer bunten Neukombination von *porcellus*- und *elpenor*-Merkmalen. Die Rückkreuzungsprodukte sind gleichfalls sowohl untereinander, als mit den reinen Arten fruchtbar, so daß uns hier die Möglichkeit, die Faktorenanalyse auszuführen, geboten ist.

Vermutlich verhalten sich andere Mischlinge nahe verwandter Sphingiden ähnlich. So ist z. B. anzunehmen, daß der von Lenz beschriebene, so schön spaltende Bastard zwischen *Deilephila respertilio* und *D. euphorbiae*, sowie der von Fischer erzielte Bastard zwischen *Deilephila hippophaes* und *D. euphorbiae* auch eine ungestörte Meiosis aufweisen und dieses dürfte, nach den Zuchtresultaten der Entomologen zu urteilen, auch der Fall mit dem Bastard zwischen *Deilephila galii* und *D. euphorbiae* sein. Die beiden letztgenannten Arten haben beide 28 Chromosomen, welche Zahl wahrscheinlich auch für die beiden vorher genannten Arten, die mit *euphorbiae* fertile Mischlinge erzeugen, charakteristisch sein wird.

Foot und Strobell verdanken wir die Untersuchung eines Bastards aus der Insektenordnung Hemiptera. Es handelt sich um einen Mischling zwischen den *Euschistus*-Arten *variolaris* und *servus*. Er ist vollständig fertil und seine Spermatogenese ist in keiner Hinsicht von derjenigen der Eltern verschieden.

Aber im übrigen sind nur wenige Spezies-Bastarde mit ungestörter Meiosis bekannt. Daß solche dennoch nicht selten sind, ist man berechtigt daraus zu schließen, daß sowohl im Tier- als im Pflanzenreich eine beträchtliche Anzahl fertile und spaltende Artbastarde untersucht sind. Denn, wie gesagt, dürfen wir aus dem Vorkommen von Fertilität und Spaltung auf eine normale Chromosomenkonjugation schließen.

In der Regel werden jedoch bei den Bastarden in der Meiosis meistens Störungen irgendwelcher Art auftreten, dieses schon deswegen, daß die Chromosomenzahl der Eltern oft verschieden ist. Dies genügt nämlich, um Anomalien in der Gametogenese hervorzurufen. Wir werden jetzt diesen Störungen bei Mischlingen zwischen verschiedenchromosomigen Eltern unsere Aufmerksamkeit widmen.

In seiner ergebnis- und ideenreichen Untersuchung über die Chromosomenverhältnisse in der Gattung *Rosa* hat Täckholm die verschieden-

artigen Störungen, die bei der Gametogenese von Mischlingen verschiedenenchromosomiger Eltern auftreten, auf drei Haupttypen zurückgeführt und dabei die Affinität zwischen den Chromosomen als Haupteinteilungsgrund benutzt, ein Verfahren, das mir gut motiviert erscheint. Die beiden extremen Gruppen bilden der *Drosera*-Typus mit starker, unverminderter Affinität und der *Pygaera*-Typus ohne oder fast ohne Affinität zwischen den Elternchromosomen. Zwischen diesen beiden stellt Täckholm den intermediären *Boreale*-Typus, bei dem die Affinität abgeschwächt ist, so daß sie nur einen Teil der Chromosomen umfaßt.

Bei dem *Drosera*-Typus konjugieren infolge der kräftigen Affinität alle Chromosomen der einen Elternart mit der entsprechenden Anzahl der anderen Art. Die überzähligen Chromosomen der Art mit der größeren Anzahl finden jedoch keine Partner und spielen deshalb hier die Rolle der Ordnungsstörer. Sie verhalten sich sehr regellos, verteilen sich entweder als ganze Chromosomen aufs Geratewohl auf die beiden Tochterzellen, wie dies bei dem Prototypus *Drosera rotundifolia* \times *D. longifolia* meistens der Fall war und später bei sehr zahlreichen anderen Bastarden nachgewiesen worden ist, oder sie können sich in der heterotypischen Spindel einstellen und eine regelrechte Längsteilung durchmachen, wie dies bei den pentaploiden *Triticum*-Bastarden von zahlreichen Zytologen sicher festgestellt worden ist. In der homotypischen Teilung werden sie in diesem Fall als ganze Chromosomen regellos auf die beiden Spindelpole verteilt oder auch gänzlich ausgestoßen. Aber auch das umgekehrte Verhalten ist bekannt und kommt sogar bei dem nahe verwandten *Aegilops cylindrica* \times *Triticum vulgare*-Bastard vor. Hier scheinen nach den Untersuchungen von K. und H. J. Sax von den 14 *Aegilops*-Chromosomen nur 7 mit der entsprechenden Anzahl der 21 *Triticum*-Chromosomen zu konjugieren, wogegen die 7 + 14 übrig gebliebenen in der ersten Reifungsteilung meistens, ganz wie der Zufall es will, auf die beiden Pole verteilt werden. In der zweiten Reifungsteilung werden sie dagegen äquationell geteilt. Der Bastard könnte also mit gleichem Recht zu dem *Boreale*-Typus gezogen werden, da nur 7 der *Aegilops*-Chromosomen konjugierten, die 7 übrigen dagegen nicht. Fälle, in denen die überzähligen univalenten Chromosomen in der ersten Reifeteilung ganz durch Zufall dem einen oder dem anderen Spindelpol zuwandern, in der zweiten dagegen einer Längsteilung unterworfen sind, kommen öfter vor.

Für den *Pygaera*-Typus ist, wie schon erwähnt, charakteristisch,

daß die Affinität fehlt und demzufolge keine oder ganz vereinzelte Chromosomen miteinander konjugieren. So konnte z. B. bei dem Bastard zwischen *Pygaera anachoreta*, $n = 30$, und *P. curtula*, $n = 29$, in zahlreichen Spermatozyten 59 Chromosomen gezählt werden. Hier hatte also kein einziges Chromosom einen Partner gefunden. Da die Zahlen 56 und 57 auch vorkamen und sogar häufiger waren, so müssen wir annehmen, daß öfter 2 bis 3 Paare dennoch miteinander konjugiert hatten. Die große Mehrzahl der Chromosomen verblieb jedoch unkonjugiert und teilte sich in beiden Reifungsteilungen äquationell, wodurch die Gameten in dem Fall, daß überhaupt keine Konjugation stattgefunden hatte, ein vollständiges Sortiment von Chromosomen der beiden Eltern erhielten und also gewissermaßen als diploide Gameten betrachtet werden konnten. In dem Fall, daß 2—3 Chromosomen konjugiert hatten, wurde die Anzahl mit 2—3 Chromosomen vermindert, wobei der Verlust sich auf sowohl *anachoreta*- als *curtula*-Chromosomen beziehen konnte. Während also alle Gameten mit 59 Chromosomen in bezug auf ihre Chromosomen identisch sind, so gehören dagegen diejenigen mit 56—57 verschiedenen Typen an, weil die Verteilung der konjugierten Chromosomen eine ungleiche sein kann, ein Verhalten, auf das wir noch zurückkommen werden.

Der *Pygaera*-Typus scheint im Tierreich der häufigere zu sein, er kommt jedoch auch im Pflanzenreich vor, z. B. in dem von Gertraud Haase-Bessell untersuchten Mischling zwischen *Digitalis lutea* \times *purpurea*, in mehreren von Rosenberg studierten *Hieracium*-Bastarden u.a. Im Tierreich kennen wir dagegen Bastarde von Säugetieren, Vögeln und Insekten, unter diesen ganz besonders von Schmetterlingen, die dem *Pygaera*-Typus angehören.

Daß der *Drosera*-Typus im Pflanzenreich, der *Pygaera*-Typus dagegen im Tierreich eine dominierende Stellung einnimmt, steht vermutlich mit der verschiedenen Verbreitung der Polyploidie in den beiden Reichen im Zusammenhang. Während die Polyploidie im Pflanzenreich bekanntlich eine häufige Erscheinung ist, so ist sie unter den Tieren eine Seltenheit. Die schon erwähnten Fälle von Autosyndese beweisen, daß Polyploidie vorhanden sein muß, sonst wäre eine Autosyndese überhaupt nicht denkbar. Es ist deshalb natürlich, daß der *Drosera*-Typus ganz besonders in Gattungen mit hochgradiger Polyploidie allgem. ist. Die Kreuzungen in solchen Pflanzengattungen bilden gewissermaßen Parallelen zu den Rückkreuzungen von Tierbastarden vom *Pygaera*-Typus mit ihren Eltern. Hier finden sich zwei haploide Chromo-

somengarnituren wieder und gehen die Konjugation ein, ganz wie bei dem *Drosera*-Typus, wie Täckholm auch richtig bemerkt.

Zwischen diesen beiden Typen stellt Täckholm den *Boreale*-Typus, bei dem nur ein Teil der Chromosomen konjugiert, trotzdem Partner vorhanden sind. Selbstverständlich kommen zahlreiche Übergänge zwischen diesen drei Typen vor, und es wird nicht möglich sein, in jedem Fall zu entscheiden, zu welchem Typus ein Bastard zu ziehen ist. Dazu kommt noch, daß die Affinität nicht etwas Starres und Unveränderliches darstellt, sondern bedeutend wechseln kann, wobei sowohl äußere, als innere Faktoren auf die Intensität der Affinität Einfluß ausüben.

Welche Faktoren es sind, die die Chromosomenaffinität beeinflussen, ist eine sehr verwickelte Frage. Es liegt nahe, anzunehmen, daß ein gewisser Parallelismus zwischen systematischer Verwandtschaft und Chromosomenaffinität vorhanden sei. Eine Untersuchung einer Reihe von Sphingidenbastarden, die nach der üblichen Auffassung der Systematiker als Gattungs-, Art- und Varietätsbastarde betrachtet werden müssen, ergab, daß mit zunehmender Verwandtschaft der Eltern eine Zunahme von Chromosomenaffinität stattfindet. Harrisons weitgehende Kreuzungsversuche mit anderen Schmetterlingen aus der Familie der Bistoniden haben ähnliche Ergebnisse gezeigt, indem sie eine Reihe von Störungen der Chromosomenaffinität aufweisen, die bei den Bastarden nahe verwandter Rassen mit fast vollständiger Affinität zwischen allen Chromosomen anfängt und nach einer Anzahl Abstufungen in vollständig fehlender Affinität bei den Mischlingen entfernt stehender Arten endet. So schien es nicht zu kühn, den Schluß zu ziehen, daß die Anzahl der gemeinsamen Gene — oder Chromomeren, wie man sich ausdrücken will — für den Grad der Affinität bestimmend sei. Aber erweiterte Untersuchungen zeigten dennoch, daß Vorsicht geboten war. So war die Affinität zwischen den Chromosomen des schon erwähnten Bastards von *Metopsilus porcellus* und *Chaerocampa elpenor*, die verschiedene Gattungen vertreten oder jedenfalls als gute Arten im Linnéschen Sinne aufgefaßt werden müssen, eine vollständig normale, um nur einen Fall zu erwähnen. Es war also klar, daß das, was wir systematische Verwandtschaft nennen, nicht allein für die Affinität entscheidend ist.

Eine überraschende Entdeckung war weiter die, daß die Anzahl der konjugierenden Chromosomen in demselben Bastardindividuum in verschiedenen Spermatozyten eine sehr wechselnde sein konnte.

Eine sorgfältige Durchmusterung einer großen Anzahl Spermatozyten eines Testis ergab nämlich, daß die Chromosomenzahl recht verschieden ist. Sogar in derselben Zyste war die Chromosomenzahl in Nachbarzellen verschieden. Da nach der Hypothese von der Chromosomen-individualität alle diploiden Zellen eine identische Chromosomen-garnitur enthalten müssen, so wäre unter Voraussetzung, daß die Chromomeren die Affinitätsstufe bestimmen, immer dieselbe Anzahl konjugierter Chromosomen bei einem Individuum zu erwarten. Es ist also offenbar, daß auch andere Kräfte hier eine Rolle spielen, denn die Anzahl der bivalenten Chromosomen zeigt in demselben Testis bedeutende Schwankungen.

Eine sehr auffallende Erscheinung ist auch die, daß die Affinität in der Spermatogenese eine ganz andere als in der Oogenese sein kann. Obgleich es mir bis jetzt nicht gelungen ist, die Oogenese der *Pygaera*-Bastarde klarzulegen, so kann ich mir dennoch das Urteil erlauben, daß die Affinität zwischen den artfremden Chromosomen in den Oozyten eine weit stärkere als in den Spermatozyten ist. Man findet immer in den Eiern eine geringere Anzahl Chromosomen und kann meistens eine größere Anzahl deutlich bivalenter Chromosomen zählen. Offenbar sind die äußeren Verhältnisse bei der langsamen Entwicklung des Eies für die Konjugation günstiger als diejenigen bei dem schnellen Verlauf der Spermatogenese.

Auch Karpechenko, der bei seinen *Raphanus* \times *Brassica*-Bastarden niemals eine Bindung der Chromosomen in den Pollenmutterzellen entdecken konnte, bildet eine Megaspormutterzelle ab, in der sämtliche 9 *Raphanus*-Chromosomen mit den 9 *Brassica*-Chromosomen konjugiert haben. Also vollständige Affinität in den weiblichen Gameten, absolut fehlende in den männlichen.

Das Alter der Zelle scheint auch eine Rolle bei der Bindung der Chromosomen zu spielen. So erwähnt Rosenberg, daß in älteren Zellen von *Hieracium laerigatum* und *lacerum*, welche Arten in der Regel bei der Pollenentwicklung keine Geminibildung zeigen, dennoch einzelne Gemini gebildet werden.

Bei den Schmetterlingen ist dagegen das Alter des Individuums von Bedeutung. Während die zuerst reifenden Spermatozyten sehr schöne und regelmäßige Bilder der Meiosis aufweisen, zeigen die zuletzt reifenden einen ganz anderen Typus, den Rosenberg den semiheterotypischen genannt hat. Es findet keine Konjugation der Chromosomen statt, und die Verteilung dieser geschieht ganz willkürlich. Die Spermien,

die aus solchen semiheterotypischen Teilungen entstehen, besitzen kein Chromatin und werden deshalb apyren genannt.

Es kann also keinem Zweifel unterliegen, daß die Konjugation der Chromosomen nicht nur von der Art der sie bildenden Chromomeren, sondern auch von inner- und außerhalb der Zelle waltenden Kräften beeinflußt wird. Schon die vorher erwähnte, durch Bastardierung ausgelöste Autosyndese spricht in dieser Hinsicht eine deutliche Sprache.

Die Chromosomenaffinität ist, wie schon mehrmals hervorgehoben wurde, für den Verlauf der Meiosis bestimmend, und diese entscheidet wieder, ob Mendelspaltung oder irgendeine andere Form der Vererbung den Bastard charakterisiert. Alle in den konjugierten Chromosomen lokalisierten Erbfaktoren spalten in üblicher Weise, wogegen diejenigen Faktoren, die in den univalenten Chromosomen vorkommen, sich verschieden verhalten, je nachdem das betreffende Chromosom eine Längsteilung durchmacht oder ungeteilt zu der einen Tochterzelle hinüberwandert. Sind die Eltern eines Mischlings verschiedenchromosomig, so liegt wohl meistens eine sehr große Zahl von Kombinationsmöglichkeiten vor. Es handelt sich also hierbei nicht um gewöhnliche Faktorkombinationen, sondern um Chromosomenkombinationen. Wir können hier nur ein paar von den einfacheren typischen Fällen als Beispiel anführen.

Die eigentümlichsten und von der Mendelspaltung am meisten abweichenden Formen finden wir bei dem *Pygaera*-Typus. Da hier in extremsten Falle gar keine Chromosomen konjugieren, so kann selbstverständlich überhaupt keine Mendelspaltung erwartet werden, und wenn gleichzeitig alle Chromosomen in beiden Reifungsteilungen eine gewöhnliche Längsteilung durchmachen, so entstehen Gameten, die die Summe der haploiden Chromosomengarnituren der Elternarten enthalten. Unter der Voraussetzung, daß die Bastardgameten beider Geschlechter funktionsfähig wären, würde ein pseudotetraploider F_2 -Typus entstehen, der konstant wäre und eine neue Art repräsentierte. In diesem Fall wäre man also berechtigt, von einer konstant-intermediären Vererbung zu reden, jedoch in ganz anderem Sinne als dieser Terminus im allgemeinen benutzt wird. Auch hier führt dieser Vererbungsmodus zur Entstehung von neuen konstanten Typen, aber nicht als Folge einer Verschmelzung von Genen, sondern im Gegenteil als Resultat einer Repulsion der Chromosomen. Ein solcher Bastard ist, wie gesagt, bis jetzt nicht erzielt worden, weil die Sterilität hier

unüberwindliche Schwierigkeiten in den Weg stellt, aber der von Karpechenko erzielte, schon in anderem Zusammenhang erwähnte tetraploide *Raphanus* \times *Brassica*-Bastard stellt, trotzdem er anders entstanden ist, ein typisches Gegenstück zu dem F_2 -Bastard des *Pygaera*-Typus dar.

Wenn wir keine pseudo-tetraploiden F_2 -Individuen eines Bastards vom *Pygaera*-Typus kennen, so besitzen wir dagegen zahlreiche pseudo-triploide Individuen dieses Typus. Ein solches erhalten wir durch Rückkreuzung des F_1 -Mischlings mit irgendeinem von den Eltern. Es besitzt die diploide Chromosomengarnitur des Elters, mit dem die Rückkreuzung gemacht wurde, und die haploide des anderen. Diesen Rückkreuzungsbastard können wir mit Täckholm zu dem *Drosera*-Typus ziehen, denn die doppelt vorhandenen Chromosomen konjugieren miteinander, die haploiden werden dagegen äquationell geteilt. Hier findet also ebensowenig wie beim F_1 -Individuum eine Spaltung statt, denn alle Gameten sind untereinander gleich. Nur durch Elimination der haploiden Chromosomen können andere Typen entstehen, wie wir noch sehen werden.

Da die Chromosomen in dem Bastard eine hochgradige Selbständigkeit bewahren und sich in der Meiosis sehr verschieden verhalten, so können die verschiedenen Vererbungstypen auch in demselben Bastard miteinander gemischt vorkommen.

Eine besondere Erwähnung verdienen noch diejenigen Chromosomen, die ein ganz unregelmäßiges Verhalten verraten, indem sie in der Meiosis einmal ungeteilt zu dem einen Pol wandern, ein anderes Mal nachhinken und eliminiert werden. Es ist klar, daß die Anzahl der verschiedenen Chromosomenkombinationen durch diese Chromosomenvagabunden noch bedeutend gesteigert wird und die Analyse hierdurch auf fast unüberwindliche Schwierigkeiten stößt. Es ist weiter mehr als wahrscheinlich, daß eine große Anzahl dieser Chromosomenkombinationen — vermutlich die überwiegende Mehrzahl — nicht lebensfähig ist, und darin haben wir wohl die Ursachen der so häufigen Sterilität der Artbastarde zu suchen.

Ehe die Chromosomenverhältnisse der Mischlinge bekannt waren, schien die Sterilität derselben vollständig rätselhaft. Die öfter kräftige Entwicklung des Bastardes in somatischer Hinsicht stand in einem auffallenden Gegensatz zu der Unfähigkeit, Nachkommen zu erzeugen. Um ein Beispiel anzuführen, so ergaben die reziproken Kreuzungen von *Pygaera curtula* und *pigra* nicht selten 95–100% kräftige Raupen,

die sich zu kräftigen F_1 -Imagines entwickelten. Diese gingen die Paarung ein, zahlreiche Eier wurden abgelegt und die embryonale Entwicklung begann in den allermeisten Eiern, aber keine einzige Raupe kroch aus den Eiern, die in sehr verschiedenen Stadien der Entwicklung abstarben. Da die gut entwickelten F_1 -Individuen bewiesen, daß das *curtula*- und *pigra*-Genom zusammen ein harmonisches und funktionsfähiges System bilden, so fragte man sich, weshalb die Voraussetzungen der Fortpflanzung fehlten. Die Antwort ergab die Untersuchung der Spermatogenese. Diese zeigte nämlich klar, daß der letzte Akt der Befruchtung, die Chromosomenkonjugation, nicht normal verläuft. Nur 1—8 *pigra*-Chromosomen konjugieren mit der entsprechenden Anzahl *curtula*-Chromosomen, die übrigen bewahren ihre Selbständigkeit und teilen sich in beiden Reifeteilungen äquationell. Die konjugierten *pigra-curtula*-Chromosomen verteilen sich willkürlich auf die Tochterzellen, und es entstehen demzufolge sehr verschiedenartige Kombinationen von *curtula*- und *pigra*-Chromosomen, aber fast niemals eine Gamete, die ein vollständiges Sortiment von Chromosomen der beiden Arten besäße, wie das F_1 -Individuum. Unter der bunten Gesellschaft von Gameten kommen sicherlich zahlreiche Typen vor, die die für eine normale Entwicklung notwendige Chromosomengarnitur nicht besitzen. Durch die Untersuchungen von Overeem wissen wir z. B., daß die triploiden Oenotheren sehr verschiedene Gameten bilden, von denen jedoch nur die Pollenkörner mit 7 oder mit 14 Chromosomen befruchtungsfähig sind, wogegen die Eizellen mit allen Zahlen von 7—14 fertil sind. Auch bei den *Pygaera*-Bastarden sind Eier und Spermien in bezug auf Chromosomenzahl verschieden, und es ist verständlich, daß es nur selten eintreffen wird, daß die beiden Gameten, die die Zygote bilden, einander so komplettieren, daß ein lebensfähiger Organismus entsteht.

Die hochgradige Verschiedenheit der Gameten in beiden Geschlechtern der Bastarde erklärt auch, weshalb die Rückkreuzungen immer so viel bessere Resultate geben. Hier ist jeder tauglichen Bastardgamete die Möglichkeit geboten, sich zu entwickeln, denn sie wird immer mit einer tauglichen Gamete vereinigt, da ja alle Gameten der reinen Art normal sind. Bei einer Kreuzung mit einem anderen Bastard wird es dagegen, wie gesagt, selten vorkommen, daß gerade zwei funktionsfähige Gameten sich treffen.

Eine andere Beobachtung gewinnt auch durch die eben geschilderten Verhältnisse eine natürliche Erklärung. Ich denke an die von

verschiedenen Zytologen gemachte Erfahrung, daß einerseits gerade diejenigen Bastarde, die eine normale oder fast normale Konjugation der Elternchromosomen zeigen und anderseits wieder diejenigen, die gar keine Affinität oder höchstens eine Konjugation von ein paar Chromosomen aufweisen, eine höhere Fertilität besitzen als diejenigen Mischlingstypen, bei denen etwa die Hälfte der Chromosomen konjugiert. Unter den *Pygaera*-Mischlingen ergab z. B. der Bastard *anachoreta* \times *curtula*, mit *anachoreta* rückgekreuzt, immer einen weit größeren Prozent Raupen als die Rückkreuzungen der reziproken Bastarde zwischen *pigra* und *curtula* mit ihren Eltern. Die Erklärung dürfte, wie gesagt, in den verschiedenen Verhältnissen bei der Chromosomenkonjugation zu suchen sein. Das Bastardmännchen *anachoreta* \times *curtula* bildet Gameten, in denen nur ganz vereinzelt Chromosomen oder gar keine konjugiert haben. Die Gameten weisen deshalb eine geringe Anzahl verschiedener Chromosomenkombinationen auf, und viele enthalten ein vollständiges Sortiment der beiden Elternarten. Bei den *pigra* \times *curtula*-Bastarden konjugierten dagegen eine weit größere Zahl Chromosomen, meistens 5—6, und das Gametenvolk stellt deshalb hier eine sehr bunte Gesellschaft dar, in der die sicher lebensfähige Kombination von sämtlichen *pigra*- und *curtula*-Chromosomen eine große Seltenheit ist. Es ist also verständlich, daß die Nachkommen nach einer Rückkreuzung und noch mehr in einer F_2 -Generation bei diesem Typus selten lebensfähig sind.

Selbstverständlich sind die Störungen der Meiosis, d. h. des Vererbungsmechanismus nicht die einzigen Ursachen der abweichenden Vererbungsmodi und der so häufigen Sterilität der Bastarde. Es kommen natürlich auch andere zellphysiologische Störungen in Betracht und viele Faktorenkombinationen können letal sein und in verschiedener Weise Abweichungen von der regelrechten Mendelspaltung hervorrufen. Es wäre deshalb sehr wünschenswert, wenn innerhalb einer Gattung, in der sowohl Bastarde mit einer vollständig normalen Meiosis als solche mit schweren Störungen der Gametogenese bekannt sind, eine gründliche Untersuchung zur Ausführung käme. Es würde also gelten, zuerst eine Mendelanalyse der spaltenden Bastarde durchzuführen, sodann sollten die in bezug auf die Meiosis anomalen Bastarde sowohl zytologisch als vererbungsanalytisch untersucht werden, und schließlich müßten die Arten der beiden Gruppen untereinander gekreuzt werden. Durch eine Serie solcher dialleler Kreuzungen könnten wir hoffen, einen klareren Einblick in die Fragen von der Bedeutung

einerseits der Faktoren und anderseits der Chromosomenkombinationen zu gewinnen. Auch hier wären wohl die Geschlechtschromosomen, wie immer, die dankbarsten bei der Analyse.

Als einen ersten Versuch in der genannten Richtung möchte ich die *Viola*-Untersuchung von J. Clausen betrachten. Auf zoologischem Gebiete gibt es meines Wissens bis jetzt nichts Entsprechendes. Die Versuche der *Drosophila*-Forscher, fertile Bastarde unter den analysierten Arten zu finden, sind leider gescheitert. Unter den Schmetterlingen dürften dagegen für derartige Untersuchungen geeignete Gattungen vorkommen. Unter den Sphingiden gibt es z. B., nach den bis jetzt ausgeführten Kreuzungen zu urteilen, zwei Gruppen von Arten. Diejenigen der einen besitzen 28 Chromosomen — es sind *euphorbiae galii*, *vespertilio* und *hippophaes* — die Arten der anderen Gruppe haben 29 Chromosomen, es sind *elpenor* und *porcellus*. Die Arten derselben Gruppe scheinen miteinander fertile Nachkommen zu erzeugen, die wohl auch in der Regel Mendelspaltung zeigen werden. Werden dagegen Vertreter der beiden Gruppen miteinander gekreuzt, so weisen die Bastarde Störungen der Gametogenese auf, und die Fertilität scheint stark herabgesetzt zu sein. Hier müßte der Versuch gemacht werden, durch diallele Kreuzungen der verschiedenen Arten einen tieferen Einblick in die Vererbungserscheinungen zu erhalten. Für eine solche Untersuchung wäre natürlich die Mitwirkung mehrerer Forscher in verschiedenen Gegenden Europas notwendig.

Zum Schluß — der vielleicht zu lange auf sich hat warten lassen — möchte ich noch einige Beispiele aus meinen eigenen Untersuchungen demonstrieren, um zu zeigen, wie kompliziert und überraschend sich die Chromosomenverhältnisse bei Artbastarden gestalten können. Ich werde mir erlauben, einige Lichtbilder vorzuführen, die in schematischer Weise die Chromosomenverhältnisse darstellen. Die Bilder stellen Metaphasen der ersten und zweiten Reifungsteilung der Spermatogenese dar. In den Kreuzungen sind also nicht die Weibchen, sondern die Brüder der Weibchen abgebildet. Alle Bilder sind unretuschierte, aber dreimal vergrößerte Aufnahmen mit dem photographischen Okular von Zeiß und dem Objektiv mit Eigenvergrößerung 120.

Ich habe mich bemüht, alle möglichen Kreuzungen zwischen den reziproken Bastarden von *Pygaera pigra* und *curtula* und den beiden reinen Elternarten zu erzielen und die erhaltenen Mischlinge sowohl zytologisch als experimentell genetisch zu untersuchen. Hier möchte ich nur zwei sukzessive Rückkreuzungen in drei Generationen kurz

besprechen. In beiden wurde *pigra* als Elternart benutzt, aber in dem ersten wurde die Rückkreuzung mit dem Bastardweibchen, in dem zweiten dagegen mit dem Bastardmännchen ausgeführt. Wie wir sehen werden, fiel das Resultat in beiden Versuchen ganz verschieden aus.

Im ersten Fall wurde als Weibchen der Bastard *curtula* \times *pigra* angewandt. Die in dem Schema abgebildete Spermatozytenplatte zeigt 46 Chromosomen. Da die Summe der Elternchromosomen 52 beträgt, so haben 6 *pigra*- mit 6 *curtula*-Chromosomen konjugiert. 6 Chromosomen sind also bivalent, die übrigen 40 univalent. Das in dem Versuch tatsächlich benutzte Weibchen hat wahrscheinlich eine geringere Anzahl Chromosomen gehabt, da in der Oogenese gewöhnlich eine größere Anzahl Chromosomen konjugiert. Bei der Rückkreuzung des primären Bastards mit *pigra* finden alle *pigra*-Chromosomen Partner und bilden 23 bivalente Chromosomen. Von den *curtula*-Chromosomen, die keine Partner fanden, ist offenbar eine beträchtliche Anzahl eliminiert worden, denn wie wir uns überzeugen können, enthält der sekundäre Bastard nur 33 Chromosomen. Es sind also nicht mehr als 10 *curtula*-Chromosomen zurückgeblieben. Durch die zweite Rückkreuzung werden auch diese eliminiert, denn die Reifungsteilungen des tertiären Bastards zeigen in der Regel die für *pigra* charakteristische Chromosomenzahl 23, nur selten 24. Die Falter sind auch habituell reine *pigra*-Individuen. Gleichzeitig mit der Elimination der *curtula*-Chromosomen nimmt die Fertilität zu, so daß sie bei dem tertiären Bastard fast den normalen Zustand erreicht hat. Durch die zwei sukzessiven Rückkreuzungen hat sich also der Bastard vollständig von den *curtula*-Chromosomen befreit und sich zu einem reinen *pigra*-Individuum verwandelt.

Wie die Elimination stattfindet, zeigt das folgende Bild, das die zweite Reifungsteilung in der Spermatogenese des sekundären Bastards zeigt. Wir sehen hier Chromosomen, die außerhalb der Platten liegen, voneinander angezogen und demzufolge ausgestoßen werden. Ob die homologen *curtula*-Chromosomen der Tochterspindeln sich gegenseitig attrahieren und ihren Konjugationstrieb befriedigen wollen, oder ob andere Kräfte hier walten, ist schwer zu ergründen. Daß es sich nicht um einen Zufall handelt, ist sicher, denn Bilder, wie das hier vorliegende, findet man sehr häufig bei allen Bastarden.

In dem zweiten Versuch, in dem das Bastardmännchen mit dem *pigra*-Weibchen rückgekreuzt wurde, war das Ergebnis, wie gesagt, ein ganz naderes. Hier wurde die Chromosomenzahl nicht vermindert. Wir konstatieren sogar das Entgegengesetzte, eine Zunahme von

Chromosomen. Bei dem tertiären Bastard können sogar über 70 gezählt werden. Unser Bild zeigt die Anzahl bei dem sekundären Bastard unverändert, wogegen die Platten des tertiären Bastards 68 und 73 Chromosomen enthalten.

Wie diese Zunahme der Chromosomen erklärt werden soll, ist eine schwierige Frage. Viele von den Chromosomen sind dazu so groß, daß sie als bivalent angesehen werden müssen, was die Erklärung noch mehr erschwert. Daß es sich um einen Zerfall von Sammelchromosomen handelt, scheint nicht wahrscheinlich, denn die meisten Chromosomen sind viel zu groß, um als Teilchromosomen aufgefaßt zu werden. Hier können nur erweiterte Untersuchungen, vor allem über die Oogenese, Klarheit bringen.

Zu allerletzt noch ein Bild der Metaphase der heterotypischen Teilung des einzigen von mir erzielten Bastards, dessen beide Eltern auch Bastarde mit infolge Nichtkonjugation erhöhten Chromosomenzahlen waren. Es handelt sich um ein Männchen aus einer Kreuzung zwischen einem sekundären und einem primären Bastard. Beide Eltern haben meistens 45—47 Chromosomen, und dieselbe Zahl ist auch die häufigste bei dem Kreuzungsprodukt. Die einzige photographisch abbildbare Platte enthielt zufälligerweise gerade 52 Chromosomen. Theoretisch müßten alle Chromosomen hier bivalent sein. Ob dies der Fall ist, kann infolge der geringen Größe und kugeligen Form der Chromosomen nicht entschieden werden.

Wie aus meinen Ausführungen hervorgegangen sein dürfte, sind unsere Kenntnisse von dem Verhalten der Chromosomen bei den Mischlingen noch sehr fragmentarisch. Wir haben noch einen sehr langen und mühsamen Weg zu wandern, ehe wir unser Ziel erreichen: ein systematisch geordnetes Wissen von der genetischen Bedeutung der verschiedenen Chromosomenverhältnisse bei Bastardierung entfernt verwandter Formen.

Zitierte Literatur

- Baltzer, F. 1910. Über die Beziehungen zwischen dem Chromatin und der Entwicklung und Vererbungsrichtung bei Echinodermenbastarden. Arch. f. Zellforsch. Bd. 5. S. 497—620. 5 Taf.
- Bateson, W. 1914. President Address, Part I. Melbourne. British Association for the Advancement of Science. Ref. No. 1, 19 p.
- Bonnier, Gert. 1924. Contributions to the knowledge of intra- and interspecific relationships in *Drosophila*. Acta Zoologica, Bd. 4, p. 1—122, pl. I—IV.

- Boveri, Th. 1892. Über die Entstehung des Gegensatzes zwischen den Geschlechtszellen und den somatischen Zellen bei *Ascaris meg.* usw. Sitzungsbericht d. Ges. f. Morph. u. Phys., München, Bd. VIII.
- 1899. Die Entwicklung von *Ascaris meg.* mit besonderer Rücksicht auf die Kernverhältnisse. Festschr. f. C. von Kupffer.
- Bridges, Calvin B. 1916. Non-disjunction as proof of the chromosome theory of heredity. *Genetics*, I, p. 1—52, 107—163. Pl. I.
- Carothers, Eleanor E. 1913. The Mendelian ratio in relation to certain Orthopteran chromosomes. *Journ. of Morph.*, vol. 24, p. 487—511.
- 1917. The segregation and recombination of homologous chromosomes as found in two genera of *Acrididae* (*Orthoptera*). *Ibid.* vol. 28, p. 445—521.
- 1921. Genetical Behavior of heteromorphic homologous chromosomes of *Circotettix* (*Orthoptera*). *Ibid.* vol. 35, p. 457—483.
- Clausen, J. 1926. Genetical and cytological investigations on *Viola tricolor* L. and *V. arvensis* Murr., *Hereditas*, vol. 8, p. 1—156, pl. I—II.
- Clausen, R. E. and Goodspeed, T. H. 1925. Interspecific hybridisation in *Nicotiana*. II. A tetraploid *glutinosa-tabacum* hybrid, an experimental verification of Wings hypothesis. *Genetics*, vol. 10, p. 278—284.
- Cleland, R. E. 1923. Chromosome arrangement during meiosis in certain *Oenotheras*. *Amer. Nat.* vol. 57.
- 1925. Chromosome behaviour during meiosis in the pollen mother cells of certain *Oenotheras*. *Ibid.* vol. 59.
- Collins, J. L. and Mann, Margaret C. 1923. Interspecific hybrids in *Crepis* II. A preliminary report on the results of hybridizing *Crepis setosa* Hall. with *C. capillaris* (L.) Wallr. and with *C. biennis* L. *Genetics*, vol. 8, p. 212—232.
- Correns, C. 1902. Über den Modus und den Zeitpunkt der Spaltung der Anlagen bei den Bastarden vom Erbsen-Typus. *Bot. Ztg.* Bd. 60, p. 66.
- Federley, H. 1911. Vererbungsstudien an der Lepidopterengattung *Pygaera*. *Arch. f. Rass.- u. Ges.-Biol.* Bd. 8, S. 281—338. Taf. 1—2.
- 1913. Das Verhalten der Chromosomen bei der Spermatogenese der Schmetterlinge *Pygaera anachoreta*, *curtula* und *pigra* sowie einiger ihrer Bastarde. *Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbgs.* Bd. 9, S. 1—110. Taf. 1—4.
- 1914. Ein Beitrag zur Kenntnis der Spermatogenese bei Mischlingen zwischen Eltern verschiedener systematischer Verwandtschaft. *Öfversigt af Finska Vet. Soc. Förhandl.* Bd. 56 A., Nr. 13, 28 S.
- 1915—1916. Chromosomenstudien an Mischlingen. I—III. *Ibid.* Bd. 57 A. Nr. 26, 30; Bd. 58 A, Nr. 12.
- 1923. Bilden Chromosomenkonjugation, Mendelspaltung und Fertilität bei Speziesbastarden einen Dreibund? *Hereditas*, Bd. 4, p. 161—170.
- 1927. Ist die Chromosomenkonjugation eine *Conditio sine qua non* für die Mendelspaltung? *Hereditas*, vol. 9, p. 391—404, Taf. I.
- Fischer, E. 1924. Die F_2 -Generation eines Artbastardes. *Schweizer Entomologischer Anzeiger*, Bd. 3, p. 53—54.
- Foot, Katharine and Strobell, E. C. 1914. The chromosomes of *Euschistus variolarius*, *Euschistus servus* and the hybrids of the F_1 and F_2 -Generations, *Archiv für Zellforschung*, Bd. 12, S. 485—512, Taf. 36.

- Goldschmidt, Richard. 1923. Kleine Beobachtungen und Ideen zur Zellenlehre IV. Die Sammelchromosomen der Schmetterlinge. *Archiv f. Zellforschung*, Bd. 17, S. 167—184.
- Haase-Bessell, Gertraud. 1916. *Digitalisstudien I*. *Zeitschr. f. ind. Abst.-u. Vererbgs.*, Bd. 16, S. 293—314, Taf. 1—4.
- Hance, R. T. 1918. Variations in somatic chromosomes. *Biol. Bull.*, vol. 24.
- 1918. Variations in the number of somatic chromosomes in *Oenothera scintillans* de Vries. *Genetics*, vol. 3, p. 225—275.
- Harrison, J. W. H. 1916—1919. Studies in the hybrid *Bistoninae*. I—IV. *Journ. of Genetics*, vols. 6, 8, 9.
- Harrison, J. W. H. and Doncaster, L. 1914. On hybrids between moths of the Geometrid subfamily *Bistoninae*, with an account of the behaviour of the chromosomes in gametogenesis in *Lycia (Biston) hirtaria*, *Ithysia (Nyssia) zonaria* and in their hybrids. *Journ. of Genetics*, vol. 3, p. 229—248, pl. XVII—XVIII.
- Håkansson, Artur. 1926. Über das Verhalten der Chromosomen bei der heterotypischen Teilung schwedischer *Oenothera Lamarckiana* und einiger ihrer Mutanten und Bastarde. *Hereditas*, vol. 8, p. 255—304, Taf. 3.
- Karpechenko, G. D. 1924. Hybrids of ♀ *Raphanus sativus* L. × ♂ *Brassica oleracea* L. *Journ. of Genetics*, vol. 14, p. 375—396, pl. XXI—XXII.
1927. The production of polyploid gametes in hybrids. *Hereditas*, vol. 9, p. 349—368.
- Kiesselsbach, T. A. and Petersen, N. F. 1925. The chromosome number of maize. *Genetics*, vol. 10, p. 80—85, pl. I.
- Kihara, Hitoshi. 1924. Cytologische und genetische Studien bei wichtigen Getreidearten mit besonderer Rücksicht auf das Verhalten der Chromosomen und der Sterilität in den Bastarden. *Memoirs of the College of Science, Kyoto Imp. Univ.*, Ser. B, No. 1, p. 1—200, Taf. I—V.
- Kuwada, Y. 1919. Die Chromosomenzahl von *Zea Mays* L. *Journ. Coll. Sci. Tokio Imperial Univ.*, vol. 39, p. 1—148.
- Lenz, F. 1926. Ein mendelnder Artbastard. *Archiv f. Rass.- u. Gesellsch.-Biol.* Bd. 18, S. 129—151, Taf. 1—4.
- Ljungdahl, Hildur. 1924. Über die Herkunft der in der *Meiosis* konjugierenden Chromosomen bei *Papaver*-Hybriden. *Svensk Bot. Tidskr.*, Bd. 18, p. 279—290.
- Malinowski, Edmund. 1927. The Hypothesis of chromosome affinity and the phenomenon of suppression of character on crossing. *Journ. of Genetics*, vol. 18, p. 223—231.
- Montgomery, Th. H. 1901. A study of the chromosomes of the germ cells of Metazoa. *Trans. Amer. Phil. Soc.*, vol. 20.
- Newell, W. 1915. Inheritance in the honey bee. *Science N. S.* vol. 41.
- Overeem, C. van. 1920. Über Formen mit abweichender Chromosomenzahl bei *Oenothera*. *Botan. Centralbl.*, Bd. 38—39.
- Pascher, A. 1916. Über die Kreuzung einzelliger, haploider Organismen, *Chlamydomonas*. *Ber. d. Deutsch. Botan. Ges.*, Bd. 34.

- Robertson, W. Rees Bremner. 1916. Chromosomes Studies III. Inequalities and Deficiencies in homologous Chromosomes: Their Bearing upon Synapsis and the Loss of Unit Characters. Journ. of morphology, 26, pp. 109—142, pl. 1—3.
- Rosenberg, O. 1917. Die Reduktionsteilung und ihre Degeneration in *Hieracium*. Svensk Botan. Tidkr., Bd. 11, p. 145—206.
- Sax, Karl. 1922. Sterility in wheat hybrids. II. Chromosome behavior in partially sterile hybrids. Genetics, vol. 7, p. 513—552, pl. 1—3.
- Sax, Karl, and Sax, Hally Jolivet. 1924. Chromosome behavior in a genus cross. Genetics, vol. 9, p. 454—464, pl. 1—2.
- Seiler, J. 1925. Zytologische Vererbungsstudien an Schmetterlingen. I. Ergebnisse aus Kreuzungen von „Schmetterlingsrassen mit verschiedener Chromosomenzahl. Ein Beweis für das Mendeln der Chromosomen. Archiv der Julius Klaus-Stiftung, Bd. I, S. 63—117, Taf. 3—6.
- Seiler, J. und Haniel, C. B. 1921. Das verschiedene Verhalten der Chromosomen in Eireifung und Samenreifung von *Lymantria monacha* L. Zeitschr. ind. Abst.- u. Vererbgs. 27, p. 81—103, Taf. 2.
- Sturtevant, A. H. 1920. Genetic studies on *Drosophila simulans*. I. Introduction. Hybrids with *Drosophila melanogaster*. Genetics 5, p. 488—500.
- Sutton, W. S. 1903. The Chromosomes in heredity. Biol. Bull., vol. 4.
- Tschermak, Erich und Bleier, Hubert. 1926. Über fruchtbare *Aegilops*-Weizenbastarde. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., Bd. 44, p. 110—132.
- Täckholm, Gunnar. 1922. Zytologische Studien über die Gattung *Rosa*. Acta Horti Bergiani. Bd. 7, p. 95—381.
- Wettstein, F. von. 1924. Morphologie und Physiologie des Formwechsels der Moose auf genetischer Grundlage. I. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbgs., Bd. 33, S. 1—236.
- Whiting, P. W. 1921. Studies on the parasitic wasp. *Hadrobracon brevicornis* (Wesmael). I. Genetics of an orange-eyed Mutation and the production of mosaic males from fertilized eggs. Biol. Bull., vol. 41, p. 42—54.

Tafelerklärung

Sämtliche abgebildete Äquatorialplatten stellen Reifungsteilungen der Spermatogenese dar, die großen die erste, die kleinen die zweite Reifungsteilung. Es sind also nicht die Oozytenplatten der bei der Kreuzung benutzten Weibchen, sondern die Spermatozytenplatten ihrer Brüder wiedergegeben. Die Photos dieser Platten sind rund, diejenigen der Brüder der als Männchen angewandten Falter viereckig. Dicht aneinander gefügte Photos geben Aufnahmen derselben Platte in verschiedener Höheneinstellung wieder.

Taf. I. Sukzessive Rückkreuzungen der Bastard-♀♀ mit dem *pigra* ♂.

Die Platte des primären Bastards *curtula* ♀ × *pigra* ♂ = *cupi* hat 46 Chromosomen. Die Platten des sekundären Bastards *cupi* ♀ × *pi* ♂ enthalten 33 und 36 Chromosomen in der ersten, aber nur 27 in der zweiten Reifungsteilung. Der tertiäre Bastard (*cupi* ♀ × *pi* ♂) ♀ × *pi* ♂ zeigt in der Regel in den Spermatozyten nur 23 Chromosomen wie *pigra*, ausnahmsweise noch 24.

Taf. II., Fig. 1. Sukzessive Rückkreuzungen der Bastard-♂♂ mit dem *pigra* ♀.

Die abgebildete Platte des primären Bastards *pigra* ♀ × *curtula* ♂ = *picu* hat 44 Chromosomen, die Platten des sekundären Bastards *pi* ♀ × *picu* ♂ zeigen in der ersten Reifungsteilung 47 und 48, in der zweiten 42 und 46 Chromosomen und die Platten des tertiären Bastards *pi* ♀ × (*pi* ♀ × *picu* ♂) ♂ weisen die hohen Zahlen von 68 und 73 Chromosomen auf.

Fig. 2. Die zweite Reifungsteilung des sekundären Bastards *cupi* ♀ × *pi* ♂ die Elimination der Chromosomen zeigend.

Taf. III. Rückkreuzung von einem *curtula* ♀ mit einem Bastard ♂ *picu* mit 45 Chromosomen. Die Platten des sekundären Bastards *cu* ♀ × *picu* ♂ enthalten in der ersten und zweiten Reifungsteilung resp. 46 und 47 Chromosomen. Der Bastard zwischen diesem sekundären und dem primären Bastard *cupi*, der meistens 46 Chromosomen in der ersten Reifungsteilung aufweist, besitzt ungefähr dieselbe Anzahl. Die abgebildete Platte enthält zufälligerweise gerade die Summe der Chromosomenzahlen der beiden Elternarten, d. h. 52 Chromosomen.

Gen und Außencharakter

Richard Goldschmidt

Kaiser Wilhelm-Institut für Biologie, Berlin-Dahlem

(Mit 5 Textfiguren)

Die entscheidende Tatsache, die die mendelistische Vererbungslehre festgestellt hat, ist der Nachweis der realen Existenz der Gene, ihrer Lage in den Chromosomen und aller daraus folgenden Konsequenzen. Damit kann die Statik oder der Mechanismus der Vererbung als vollständig geklärt betrachtet werden. Meines Erachtens sollte nunmehr das Hauptproblem der Vererbungslehre sein, zu erforschen, in welcher Weise die Gene wirken, um die typischen Außencharaktere (im weitesten Sinn des Wortes) hervorzurufen, also die Glieder der Kette zwischen dem Gen am Anfang und dem Außencharakter am Ende festzustellen. Der Statik der Vererbung sollte die Dynamik oder Physiologie der Vererbung folgen. Natürlich hatte bereits die statische Genetik an diese Probleme herangeführt, z. B. als es sich zeigte, daß die ursprüngliche, naive Auffassung, daß einem jeden Außencharakter ein Gen zugeordnet sei, der Annahme zu weichen hat, daß mehr oder minder alle Gene zu jeder Eigenschaft zusammenwirken; eine Auffassung, die allerdings, wenn entwicklungsphysiologisch betrachtet, eine Selbstverständlichkeit ist, da z. B. um einen groben Fall zu nehmen, keine Augenfarbe entstehen kann, ohne vorherige Bildung der Iris, des Augenbechers usw. Ein anderer Fall ist das Problem der Dominanz, bei dem ebenfalls schon die statische Genetik zur Erkenntnis führte, daß die Erscheinung nicht mechanisch-genetisch, sondern entwicklungsphysiologisch erklärt werden muß.

Im Ganzen aber befaßte sich die statische Genetik und konnte sich nur befassen mit dem Gen und seiner Übertragung, da die genetischen Experimente nur dies erlaubten. Daraus konnte die oberflächliche Anschauung entstehen, daß das Gen allein durch sein Wesen als Erbträger genüge, um die Gesamtheit der Vererbungserscheinungen zu erklären, und es konnte die Frage entstehen, ob es nur eine Genvererbung oder

auch eine plasmatische Vererbung gäbe. Eine derartige Fragestellung beruht auf einem Mißverständnis. Was immer das Gen sei, unter allen Umständen muß es ein Etwas sein, das bestimmte Ketten von Vorgängen in Bewegung setzt oder kontrolliert, deren Endeffekte uns als Erbcharaktere entgegentreten. Dies besagt schon, daß die Gene Glieder eines Systems sind, nämlich der Eizelle mit Kern und-Plasma am Ausgangspunkt und des gesamten Keimes an jedem weiteren Punkt der Entwicklung. Das Problem lautet also nicht Kern (resp. Gene) oder Plasma, auch nicht, ob außer dem Kern (durch seine Gene) auch noch das Plasma eine Rolle bei der Vererbung spielt, sondern: wie arbeiten die Gene im Kern — und nur solche kennen wir bisher — mit dem Plasma in dem gesamten jeweilig vorhandenen System (Eizelle, Keim) zusammen, um in Reihenfolge und Lokalisation geordnete, typische Entwicklung zu erzeugen. Auf die Arbeitsmethode bezogen, heißt das: wie können die Ergebnisse von Genetik und Entwicklungsphysiologie zusammengebracht werden, um eine vollständige Theorie der Vererbung zu ermöglichen?

Der Ausgangspunkt meines eigenen Versuchs, in diese Richtung vorzustoßen¹⁾, waren sehr umfangreiche experimentelle Arbeiten, verbunden mit morphologischer und entwicklungsgeschichtlicher Analyse, die sich auf verschiedene Teilgebiete der Genetik bezogen. Es handelt sich also nicht um eine reine Spekulation, sondern um deduktive Folgerungen aus einem gewaltigen Tatsachenmaterial, um eine Analyse, die sich außer auf das Genetische und Morphologische auch auf das Theoretische erstreckte. Der erste Ausgangspunkt waren Arbeiten über den Mechanismus und die Physiologie der Geschlechtsbestimmung. Ich setze ihre Ergebnisse als bekannt voraus und erwähne nur ein generelles Resultat: Es hatte sich gezeigt, daß ein bestimmter, von Genen abhängiger Determinationsvorgang, nämlich die geschlechtliche Determination, darauf beruht, daß von den betreffenden Genen in bestimmter Weise abhängig Reaktionsketten verlaufen, deren Geschwindigkeit (vielleicht auch Intensität?) durch die Beschaffenheit der Gene festgelegt ist; ferner, daß mehrere solche Reaktionsketten im Normalfall in ihrer Geschwindigkeit genau aufeinander abgestimmt sind, wodurch der typische Eintritt des Erfolgs gesichert ist. Konkret konnte dies Ergebnis an nebenstehendem Schema (Fig. 1) klargemacht werden.

¹⁾ Die genaue Bearbeitung findet sich in meinem Buch „Physiologische Theorie der Vererbung“, J. Springer, Berlin, 1927.

Wir haben erstens die zwei von den weiblichen (F) und männlichen (M) Genen bedingten, die Geschlechtlichkeit determinierenden Reaktionsketten von bestimmter Geschwindigkeit und Form des Ablaufs (F und Mm). Wir haben sodann eine unabhängig von anderen Genen bedingte Reaktionskette, die zu einem bestimmten Zeitpunkt (t) den Abschluß der Differenzierung des Individuums bedingt. Es ist nun experimentell bewiesen, daß die beiden F- und M-Kurven sich schneiden können und daß der Schnittpunkt eine Umkehr der geschlechtlichen Determination bedingt. Dieser bestimmte entwicklungsgeschichtliche Punkt, also hier die Geschlechtsumkehr, ist demnach eine Funktion von drei Variabeln, den Kurven F und M und der zeitlichen Lage des Punktes t. Jede Verschiebung in diesem System würde das Resultat ändern. Bei der

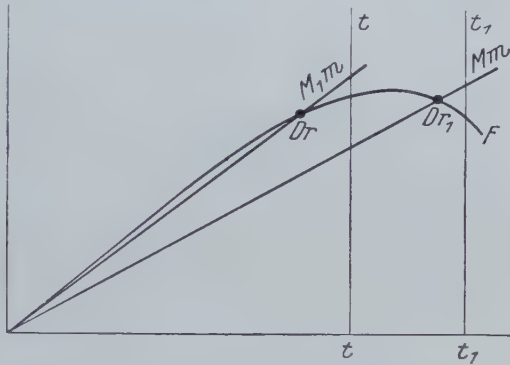


Fig. 1

Schema des Zusammenarbeitens der Reaktionsabläufe beim Geschlechtsbestimmungsvorgang

Sachlage, die die Figur zeigt, entsteht ein normales Weibchen (Übergewicht von F während der Entwicklungszeit) bei der Kombination F, Mm, tt; eine Verschiebung von Mm nach links zu M_1m riefte ein Intersex hervor (Schnittpunkt von F und M während der Entwicklung). Das gleiche Resultat würde aber erzielt — und wurde experimentell erzielt — durch Verschiebung des Punktes t nach rechts zu t_1 .

Wir wollen diese Betrachtung nicht weiter führen, denn das Prinzip, um das es sich hier nur handelt, sollte jetzt schon klar sein, ein äußerst einfaches Prinzip, wie die Wirkung der Gene verstanden werden könnte: Sollte sich das Rätsel der Genwirkung in allgemeinsten Form nicht so lösen, daß Gene Reaktionsketten genau dosierter Geschwindigkeit bedingen, deren Endprodukte, die Determinationsstoffe, daher in genau

bestimmter Reihenfolge erscheinen und damit die Ordnung der Entwicklung gewährleisten?

Wenn wir von dieser allgemeinen Andeutung zu konkreteren Vorstellungen kommen wollen, so läßt sich das vielleicht leichter an einem bestimmten Beispiel durchführen und es wird wohl noch verständlicher, wenn wir umgekehrt nicht vom Gen sondern vom Außencharakter ausgehen. Wenn wir den Vorgang der Entwicklung generell betrachten, so können wir ihn in eine Reihe von Einzelschritten auflösen, die alle als Bildung eines Musters aufgefaßt werden können. So mag ein Muster für alle als Beispiel dienen, und wir können von irgend einem typischen Muster ausgehen, dessen Abhängigkeit von Genen bekannt ist. Wir wählen als solches das Zeichnungsmuster der Schmetterlinge, das alle Charakteristika einer Differenzierung in räumlich verschiedene Bezirke zeigt, und von dem wir wissen, daß an seinem Zustandekommen mendelnde Gene (und zwar dominante, rezessive, geschlechtsgebundene, geschlechtskontrollierte, polymere usw.) beteiligt sind. Die erste Frage ist die, wie das Muster entwicklungsgeschichtlich zustande kommt. Unsere Untersuchungen darüber haben ein sehr überraschendes Ergebnis gehabt. Das Zeichnungsmuster wird ganz unabhängig von der Pigmentbildung auf viel früheren Entwicklungsstadien bestimmt, und zwar entsteht es folgendermaßen. Bestimmte Schuppenbezirke und zwar den Flächenanteilen des späteren Musters entsprechend, nehmen eine verschiedene Differenzierungsgeschwindigkeit an. So sind etwa auf einem bestimmten Stadium die Bezirke, die später weiß werden, schon ausdifferenziert, diejenigen aber, die später schwarz werden, noch mit weichen jungen Schuppen bedeckt¹⁾.

Es wird nun z. B. das schwarze Pigment in das Chitin der Schuppen in kolloidaler Lösung eingelagert, was nur auf einem bestimmten Entwicklungsstadium möglich ist. Wenn also dieses Pigment (resp. das Chromogen) zu einem bestimmten Zeitpunkt zur Verfügung steht, so kann es nur in solche Schuppen eingelagert werden, die gerade im richtigen Entwicklungszustand sich befinden. Ohne die Einzelheiten weiter auszuführen, sehen wir sofort, daß es sich hier um eine Reihe mit verschiedenen Geschwindigkeiten ablaufender Vorgänge handelt, deren richtiges Zusammenspiel bestimmte Ereignisse zu bestimmter Zeit an bestimmtem Ort bedingt. Wir können uns schematisch diesen Vorgang

¹⁾ Dies wurde an Lichtbildern demonstriert. Die Literatur zu diesem Vortrag findet sich in dem erwähnten Buch.

der Musterbildung im Schmetterlingsflügel an einem Kurvenschema (Fig. 2) klarmachen, und es leuchtet ohne weiteres ein, daß dies Schema als Modell für jede Musterbildung, also einen Hauptteil des Entwicklungsgeschehens gelten kann. Wir stellen uns drei Flächenbezirke des Flügels 1, 2, 3 vor, deren Schuppen sich mit verschiedener Geschwindigkeit differenzieren. Den Fortschritt dieser Differenzierung geben wir als einen Kegel an, also als einen wachsenden Kreis, der, wenn er die Größe M erreicht hat, den Differenzierungsgrad kennzeichnet, bei dem Pigment in die Schuppe eingelagert werden kann. Sodann haben wir drei Reaktionsketten verschiedener Geschwindigkeit I, II, III, die

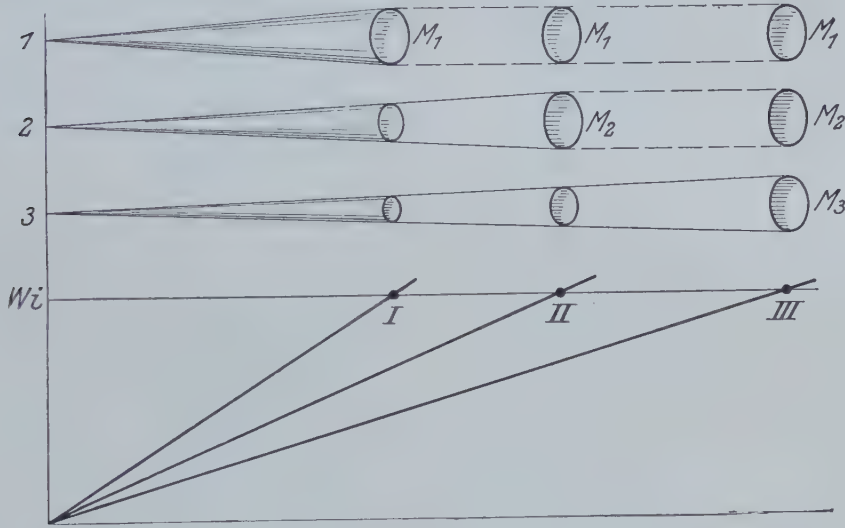


Fig. 2
Schema zur Musterbildung im Schmetterlingsflügel

die Bildung von drei verschiedenen Farbstoffen bedingen sollen, die für die Aufnahme in die Schuppen auf einem bestimmten Niveau, der Horizontalen W_i , bereit stehen. Die Abszisse bedeutet die Entwicklungszeit. Das Schema zeigt nun, daß zu dem Zeitpunkt M_1 nur der erste Flügelbezirk so weit ist, daß die Schuppen Pigment aufnehmen können. Um diese Zeit ist die Reaktion I so weit, daß sie ihr Endprodukt, sagen wir roten Farbstoff, produziert hat, der somit nur in die Schuppen des Bezirks 1 eingelagert wird. Ähnlich geht es mit den beiden anderen Reaktionen und Schuppenbezirken. Es bereitet wohl keine Schwierigkeiten, den Grundgedanken dieses Schemas auf irgendwelche anderen Vorgänge der Differenzierung, d. h. Musterbildung zu übertragen.

Hier ist nun zunächst — und zwar durch tatsächliche Beobachtung — die räumliche Lokalisation verschiedener Bezirke, die Musterbildung, auf das Zusammenspiel einer Reihe von Vorgängen verschiedener, aber typischer Geschwindigkeit zurückgeführt. Eine kurze Überlegung zeigt aber, daß damit das Problem nur eine Stufe zurückgeschoben ist, denn die Verschiedenheit der Flügelfläche in bezug auf Entwicklungsgeschwindigkeiten setzt wieder ein Muster, irgendeine Art stofflicher Verschiedenheit voraus. Nun läßt sich experimentell (nämlich in den Temperaturexperimenten) genau der Zeitpunkt feststellen, zu dem dieses primäre Muster verschoben werden kann und der Punkt, an dem es unverschiebbar geworden, also fest determiniert ist. Während eines bestimmten, ziemlich kurzen Entwicklungsstadiums bildet sich also dieses primäre Muster aus.

An diesem Punkt unserer Analyse erkennen wir sofort, daß wir bei einem der Zentralprobleme der Entwicklungsmechanik angelangt sind, dem Determinationsproblem. Die Entwicklungsmechanik hat gezeigt, daß wir den Entwicklungsvorgang in eine Reihe von Determinationspunkten zerlegen können. Ein Keim, Keimteil oder Keimbezirk, der eben noch imstande gewesen ist (wie das Entnahme-Isolations-Transplantationsexperiment lehrt) ein Ganzes zu liefern, kann von einem bestimmten Augenblick an nur noch seinen bestimmten Teil liefern. Das sind die Determinationspunkte, die für die großen Ei-bezirke zu irgendeiner Zeit vor oder nach der Befruchtung — je nach dem Objekt — liegen mögen, die für die Organanlagen und immer weitere Untersysteme ihre bestimmte zeitliche Lage haben. Für die jungen Eier wissen wir es, und für die weiteren Teile und Unterteile des Keimes können wir es erschließen, daß die Determinationspunkte identisch sind mit einem Vorgang der räumlichen Trennung verschiedenartiger Stoffe, einer zu bestimmter Zeit und in bestimmter Weise erfolgenden räumlichen Anordnung verschiedenartiger Stoffe innerhalb des Systems: wobei als System zuerst das Ei, dann der Keim (z. B. Gastrula), dann die Organanlage (z. B. Extremitätenknospe, Flügelchen) als Ganzes zu gelten hat. Jede solche, wie es scheint, irreversible Stoffumordnung schafft aber wieder neue Untersysteme, in denen nun ihrerseits — der nächste Determinationspunkt — sich das Gleiche wiederholt. So zeigen die Ergebnisse der Entwicklungsmechanik, daß, von einer höheren Warte gesehen, die Entwicklung sich auflösen läßt in eine Reihe von Vorgängen der Stoffanordnung in immer neuen dadurch gebildeten Untersystemen.

Kehren wir nun wieder zum Schmetterlingsflügel zurück, der uns an diesem Punkt etwas weiteres lehren kann. Vor längerer Zeit hat Gebhardt einmal in einer geistreichen Arbeit auf die Ähnlichkeit vieler Flügelzeichnungsmuster mit den Niederschlagsbildungen beim Liesegang-Phänomen hingewiesen (siehe Fig. 3) und die Ansicht ausgesprochen, daß die Pigmentzeichnung des Flügels auf gleiche Weise

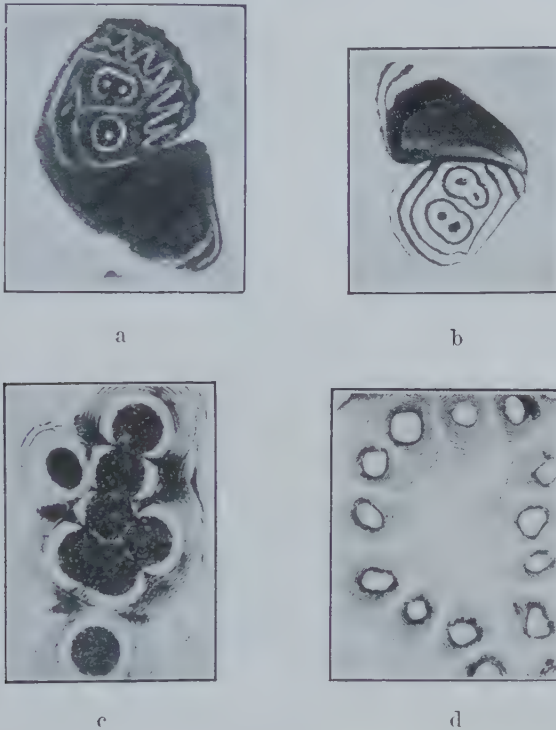


Fig. 3

a, b charakteristische Zeichnungsmuster von Schmetterlingsflügeln
c, d ihnen ähnliche Liesegangringe nach Gebhardt

zustande kommen möge, wie die Liesegangringe. In dieser ihrer ursprünglichen Form ist die Idee zweifellos falsch, wie aus der obigen Darstellung der Entwicklung des Zeichnungsmusters hervorgeht. Trotzdem aber mag sie richtig sein, wenn man sie auf die Anordnung verschiedener Stoffe zur Zeit des Determinationspunktes bezieht, jener Stoffe, die im Flügelchen die verschiedene Differenzierungsgeschwindigkeit der Schuppenbezirke bedingen und ferner, wenn man nicht nur das Liesegang-

phänomen heranzieht, sondern jede Art von Entmischung und Diffusion, die zur geordneten Trennung verschiedener Substanzen führt, eine Ordnung, die von den beteiligten Stoffen wie von den gesamten Bedingungen des Systems abhängt. Wir wollen generell jeden solchen Vorgang als „Schichtung“ bezeichnen und schließen somit, daß für jedes entwicklungsgeschichtliche System oder Untersystem die Determinationspunkte identisch sind mit dem Augenblick, an dem die Schichtung eintritt. Mit der Schichtung ist aber, wie das Modell des Flügels generell zeigt, die Musterbildung gewährleistet. Somit läßt sich die Entwicklung auflösen in eine Serie von nach Zeit und Ort festgelegten und in immer neuen Untersystemen auftretende Schichtungsvorgänge, die zu den aufeinanderfolgenden, irreversiblen Determinationen kleinerer und kleinerer Areale führen.

Der geordnete Ablauf dieser Kette von Vorgängen hat aber zur Voraussetzung, daß am richtigen Ort, zur richtigen Zeit, in der richtigen Reihenfolge die nach Qualität und Quantität richtigen Stoffe im System oder Untersystem vorhanden sind, Stoffe, deren chemische Natur uns zwar unbekannt ist, deren reale Existenz aber die Entwicklungsmechanik nachgewiesen hat. Diese zu postulierende Ordnung muß wieder nach dem gleichen Prinzip zustande kommen, das unseren Betrachtungen zugrunde liegt, dem Prinzip der abgestimmten Reaktionsgeschwindigkeiten. Damit sind wir nun, rückwärts schreitend, zu dem Punkt gekommen, an dem die Verknüpfung mit den Genen geschehen kann. In unseren experimentellen Arbeiten haben wir nicht nur für die Geschlechtsgene, sondern auch für die Reihen multipel-allemorpher Zustände anderer Gene zeigen können, daß dem Gene Reaktionsketten von spezifischer Geschwindigkeit zugeordnet sind. Wenn diese Reaktionsketten in ihrer Geschwindigkeit *ceteris paribus* genau festgelegt sind, dann ist ja bereits erklärt, weshalb zu bestimmter Zeit bestimmte Stoffe in bestimmter Quantität dem Schichtungsvorgang zur Verfügung stehen müssen. Wir machen uns das wieder am einfachsten an einem Schema klar (Fig. 4), das sich auf unser altes Objekt, den Schmetterlingsflügel bezieht, und das in generalisierter Form als Modell für jeden anderen Vererbungsvorgang dienen kann.

Wir nehmen drei verschieden melanistische Formen eines Schmetterlings an, also drei verschiedene Muster, die sich durch die relative Größe der schwarzen und weißen Flächen unterscheiden. Die rechte Hälfte bezieht sich auf die differente Entwicklungsgeschwindigkeit der schwarzen und weißen Areale und ist identisch mit der Darstellung der früheren

Fig. 2. Die Linie *Se* kennzeichnet den Determinationspunkt, also die Zeit des Schichtungsvorganges, dessen Resultat in der Verteilung der zwei Stoffe im Flügelchen in der Zeichnung angedeutet ist. Wir nehmen nun — im Anschluß an ein aktuelles von uns analysiertes Beispiel¹⁾ — an, daß die drei Typen des Flügelmusters bedingt sind von zwei Genpaaren, nämlich den Kombinationen *aabb*, *AAbb*, *AABB*. Diese Gene bedingen Reaktionsketten, deren Endpunkt der Stoff ist, der nach der

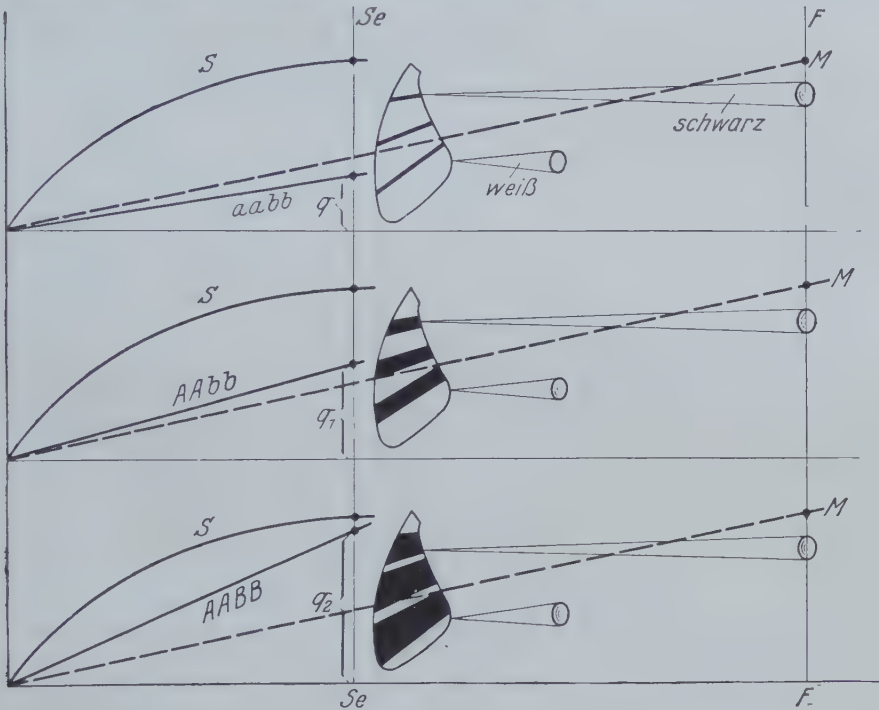


Fig. 4

Schema zur Erläuterung des Vorganges der Musterbildung in Abhängigkeit von Genen. (Erklärung im Text)

Schichtung die später schwarzen Flächen charakterisiert. Den verschiedenen Genkombinationen entsprechen Reaktionsketten verschiedener Geschwindigkeit, die Kurven *aabb* usw. Geringere Geschwindigkeit (die Kurve *aabb*) liefert bis zum unabhängig durch die Reaktionskette *S* bedingten Zeitpunkt der Schichtung eine geringere Quantität *q* des bewußten Stoffes, größere Geschwindigkeit, die Kurven *AAbb*, *AABB*,

¹⁾ Arbeiten über Melanismus.

eine größere Quantität q_1 , q_2 , die dem Schichtungsvorgang zur Verfügung stehen. Mit M ist die Reaktionskette bezeichnet, die zu dem Zeitpunkt F das Melanin für die aufnahmebereiten Schuppen der schwarzen Flügelteile liefert. Es gehört wohl nicht viel Phantasie dazu, um dieses Modellschema auf irgendeinen Entwicklungsvorgang zu übertragen.

So erklärt sich also Zeitpunkt der Determination und Wesen der Musterbildung. Läßt das gleiche Prinzip aber auch verstehen, warum diese Vorgänge an bestimmtem Ort, typisch lokalisiert eintreten? Wir wissen ja, daß es keine erbungleiche Teilung gibt, daß also alle Gene

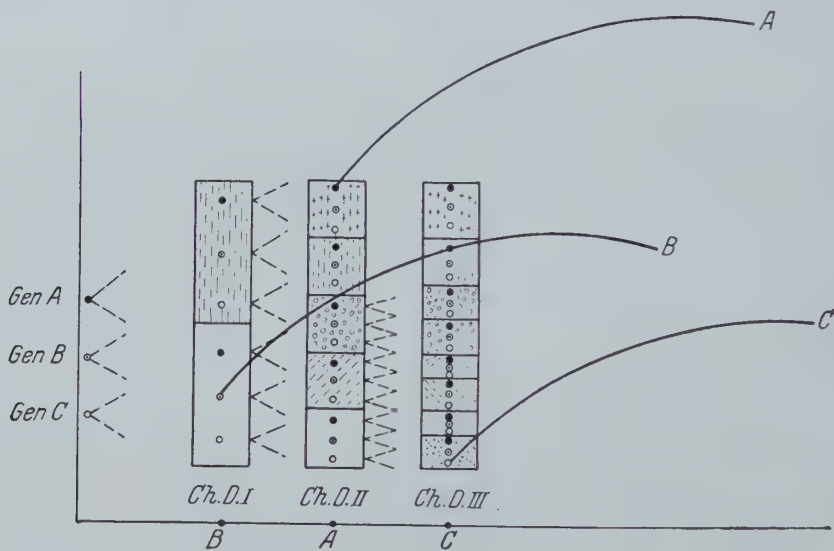


Fig. 5

Schema der Genaktivierung in verschiedenen Substraten

a priori in allen Zellen wirken. Nun schafft aber jeder neue Schichtungsvorgang neue differente Substrate. Wenn also auch die Gene überall identisch sind, so arbeiten sie nach jedem Schichtungsvorgang mit einem regional differenten Substrat, mit dem sie reagieren mögen oder nicht und in dem auch die Reaktionsabläufe quantitativ und qualitativ beeinflußt werden. Ein grobes Schema (Fig. 5), das nur den einen Punkt, das Reagieren mit verschiedenem Substrat, darstellt, mag dieses verdeutlichen. Wir haben drei Gene A, B, C und zu den drei verschiedenen Zeitpunkten A B C Schichtungsvorgänge, die das Substrat in 2,5 und 8 verschiedene Substrate (verschiedene Schraffierungen) zerlegen. In

jedem Substrat sind zwar alle drei Gene vorhanden, jedes kann aber nur mit einem bestimmten Substrat reagieren und setzt dafür seine Reaktionsketten (die Kurven) erst dann in Bewegung, wenn die Schichtung das betreffende Substrat geliefert hat. Substrat ist natürlich identisch mit organbildendem Keimbezirk und entsprechenden Begriffen der Entwicklungsmechanik.

So sind wir nun rückschreitend an dem Ausgangsglied der Kette, dem Gen, angelangt. Die Frage, die da schließlich zu beantworten ist, lautet: Wie kommt es, daß das Gen eine Reaktionskette von bestimmter Geschwindigkeit bedingt? Die Antwort, die wir darauf gefunden haben und zwar aus experimentellen Ergebnissen abgeleitet haben, ist, daß das Entscheidende die Quantität des als Gen bezeichneten Substanzteilchens ist. Wir fanden, daß das Gen ein Substanzteilchen ist, das Reaktionsketten bedingt (katalysiert), deren Geschwindigkeit seiner Quantität proportional sind, natürlich unter Voraussetzung einer bestimmten Qualität und bestimmter Ausgangsbedingungen und unterworfen den Wirkungen der später neu auftretenden Gesamtbedingungen des Systems. Wir verweisen auf die genaue Ausführung dieses Gedankens im oben zitierten Buch. Er schließt die Kette unserer Analyse, einer engen Verknüpfung von experimenteller, morphologischer und gedanklicher Analyse zu einer einfachen, konsistenten, physiologischen Theorie der Vererbung.

Ich bin nicht so unvernünftig zu behaupten, daß damit das letzte Wort gesprochen sei. Was ich aber glaube, ist, daß hier eine Vererbungstheorie vorliegt, die die Fülle eigener und anderer genetischer Experimente, entwicklungsmechanischer Versuche und entwicklungsgeschichtlicher Tatsachen nach dem jetzigen Stand unseres Wissens zu einem einheitlichen und logisch fundierten Gebäude zusammenfaßt, eine Theorie, die uns wenigstens ahnungsvoll das Wesen der Vererbung erkennen läßt. Und ich glaube fernerhin, daß eine vielleicht künftige bessere Theorie sich zum mindesten in der Art das Problem anzupacken, sozusagen in der biologischen Größenordnung, nicht prinzipiell von dieser unterscheiden wird.

The Problem of Genic Modification

H. J. Muller

University of Texas, Austin, Tex.

(With 4 text-figures)

For nearly three decades geneticists have been engaged in studying the distribution, localization and expression of the genes — that is, in universalizing the discoveries of Mendel, in proving correct the early inferences of Roux regarding the linear arrangement of determiners in the chromosomes, the later suggestion of Janssens concerning their exchange by chiasmatype, and the *a priori* conceptions of Naegeli that each character is the resultant of multiple determiners and environic factors interacting in manifold and devious ways. The rare exceptions to normal gene distribution — involving chromosome misplacements, breakages, fusions — have served chiefly to prove these same old principles. And from these principles are ultimately derivable most of our complex modern genetic and phænotypic ratios, provided we treat the genes as immutable entities. That we can do so, for most purposes of short range prediction, has been shown by the combined work of Johannsen and numerous others. In this sense, then, the oft-quoted saying originated by Weinstein in 1917 is true, that „the problem of heredity has been solved“.

Yet, given all the above principles, and only them, scarcely one step could have been taken in the long epic of evolution whereby modern organisms were derived from the most primitive protoplasm. For the genes cannot be, and are not, immutable entities. Accumulating evidence of the same three decades, most of it happened upon as a by-product of work having a different primary object, has made it clear that the basis of heritable variation lies in very infrequent, sudden changes in individual genes. And so, parallel with our knowledge of heredity proper, a body of fact has gradually grown concerning this negation of heredity — gene mutation, — this more deeply underlying process

whose almost imperceptible action eventually results in the momentous transformations of biological history. But so far our knowledge concerning gene mutation has been of a different order from that concerning heredity itself, consisting mainly of scattered, fragmentary observations under largely uncontrolled conditions, not susceptible to that quantitative analysis which made the ratios of Mendelian recombination so illuminating in their information concerning the mechanism which produced them. It would seem desirable, therefore, for us to attempt to study gene mutation also by means of controlled, quantitative observation and experiment.

The first experiment intentionally giving a quantitative result concerning mutations in a group of loci was carried out by Altenburg in the winter of 1918—1919. He found, through sex-ratio studies, that recessive lethal mutations in the X chromosome of *Drosophila melanogaster* were present in more than one per cent of the gametes from parents that originally had no lethal — the actual figure was 13 lethals in 770 gametes. This was a figure so unexpectedly high that some *Drosophila* students looked askance at the work; hence it was not published. However, it was confirmed by Altenburg and myself working together in the summer of 1919. We found, in cultures raised at a temperature not very different from that which had occurred before, 13 lethals in 1034 gametes. The difference between this frequency and the previous one is only about the same as its own probable error, and is hence without significance. There could be no doubt, then, about the general "order of magnitude" of the lethal mutation rate, under the conditions of these experiments, and the work was pursued further.

A word may be said here to explain why attention was directed mainly to detecting lethals rather than visible mutations. Previous efforts by other workers had indicated that, in *Drosophila*, visible mutations of the kind ordinarily dealt with were hopelessly rare, and thus quite impracticable for precise numerical determination. We expected, on theoretical ground, that lethals would be more numerous than visibles, and, as the above work showed, they are actually so very much more numerous that, in spite of the greater difficulty involved in determining their existence, it is much easier to detect a given number of lethals than of visibles. Secondly — and this point is perhaps more important — there seems to be a much less crowded borderland between lethals and non-lethals than between visible and invisible mutations;

fluctuations in the process of detection are for this and other reasons more largely avoided, and the work becomes more objective and standardized, so that the numbers arrived at acquire more meaning.

That it is legitimate to use lethal mutations as indices of gene mutations in general has been argued elsewhere, and reasons have been given for regarding them as commonly differing from visible mutations only in the more drastic end-result which they happen to produce upon the organism. In other words, most of them can provisionally be considered as random samples of "ordinary" gene mutations, so far as the loci involved, and the mechanism of occurrence of the mutations are concerned.

It is not my intention here to review in detail the data or methods used in the lethal work of the next seven years; they are described in other communications. Suffice it here to say that, as more results were obtained, it became clear that the rate of mutation, minute though it is, is a quantity the variations in which are very large, compared to its own magnitude, though the cause of most of the variations found still remains a mystery that demands investigation. Thus, in two later experiments performed in a very similar way to the early ones, rates of mutations were found ranging from one fifth to one tenth as great as before. In these two combined there were only 14 lethals in a total of 7373 tested gametes. These results were encouraging in one way, for they raised the hope that means might be found of influencing the mutation rate, since it no longer could be regarded as a process undeviating and imperturbable, like the disintegration of radium. In the face of these low and varying rates, however, it became necessary to elaborate the methods employed, in order that the action of given agents of moderate effectiveness might be determined, and made distinguishable from the possible variation in rate due to other causes.

It accordingly became requisite, when the effect of a given treatment was being studied, to have a control series of cultures reared at the same time as the so-called "treated series" and in the same locality, and to have both the control and the treated series consist of numerous samples drawn in the same way from the same lot of genetic material. The "catching" of a larger number of lethals, without a proportionately greater amount of working time being consumed, was accomplished mainly by allowing their accumulation through a long series of generations, in a pair of autosomes into which balanced

lethals had been inserted to begin with. By these means it was finally found possible, in 1925—1926, to obtain evidence of the effectiveness of temperature. In the cultures of the warmer series, which were kept at 27° C. during their later reproductive period, and at 19° C. for an approximately equal length of time during earlier stages, a total of 6,462 gametes were comprised in the tests. Among them 31 lethals were found. In the cooler series, which were kept at 19° C. continually and allowed the same length of time per generation as the warmer series, there was a total of 6,286 gametes comprised in the tests. Among these only 12 lethals occurred. The difference between the mutation rates in these two series is 3.5 times its probable error, and is in the same direction as differences obtained in both of two previous experiments concerning temperature, though in these the total number of mutations found had not been high enough for the results by themselves to be very significant. Taking all the experiments together, therefore, it seems safe to conclude that temperature is one agent capable of affecting the frequency of mutations, and that its effect upon mutations is in the same direction and of approximately the same magnitude, as its effect on chemical reactions in general. This result held out still further hope that agents affecting chemical reactions might change the genes, provided they could penetrate thus far.

For various reasons, X rays were chosen as the next agent to be investigated. They are bound to penetrate all forms of protoplasm, and it is unavoidable for them to cause various changes in its composition when they are absorbed; it has been, however, a very debatable point whether their effects on the genes would be statistically appreciable before other effects produced by them caused the death of the treated cells. In this new mutation work, carried out during the past winter and spring, a reversion was made to the study of the X chromosome, instead of the second chromosome, because it was desired to investigate, not so much the total number of mutations produced during the course of a certain number of generations, but rather the incidence of the mutations in each separate generation. The intention of this procedure was to gain evidence regarding the mode of origination of the mutations, with particular reference to the question of whether the gene is compounded of interchangeable particles. Under these circumstances it was not possible to take advantage of the method of accumulation of mutant genes by the help of balanced lethals, but, in partial compensation for this, an especially large number of cultures was reared

in each generation, and it was hoped that the effect of the X rays might be marked enough to be disclosed by these means.

As in the latest work on temperature, the lessons drawn from the previous results on the X chromosome, that had shown the high variability of the mutation rate due to unknown causes, were utilized in the planning of the present work, and special precautions were accordingly taken to insure that the treated material did not differ from the control material in any determinate way, either in respect to genetic or cultural

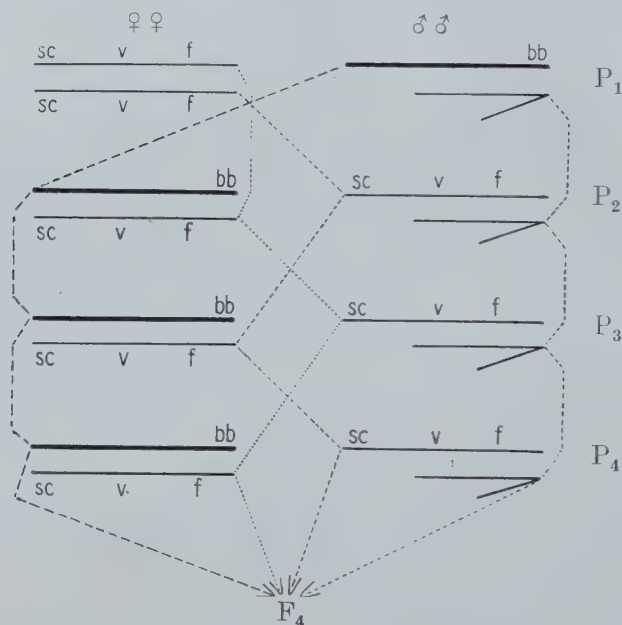


Fig. 1. Scheme of crossings in "First Experiments".

features — aside from the X ray treatment itself. Thus, in the first set of experiments with X rays, all the male flies to be tested — treated as well as control — were taken from the same lot, divided at random among the different male series of the experiment and bred simultaneously. Now all these male flies had their X chromosomes derived, without crossing over, from one particular X chromosome that had been present in a single grandparental fly. This X chromosome contained the gene for bobbed as a check against contamination, but the males appeared normal in type (as bobbed does not show in the male); this made it possible for any new visible mutations to be recognized

more easily. The female flies to which these males were bred were homozygous for the genes *scute*, *vermilion* and *forked*, which lie scattered along the X chromosome. The females were all descended from one grandparental mass culture. They were mixed together and then divided at random among the different female series of the experiment. The P_1 cross may accordingly be depicted as follows (representing here only the mutant allelomorphs, as usual):

$$\begin{array}{ccccccc} \text{sc} & \text{v} & \text{f} & & & & \text{bb} \\ \hline & & & \times & & & \\ \text{sc} & \text{v} & \text{f} & & & & \end{array} \begin{array}{c} \text{♀} \\ \text{♂} \end{array}$$

Before the crossing, the flies of a given series and sex were placed together in a gelatin capsule which, in the case of all treated series, was subjected to X rays from a broad-focus Coolidge tube with tungsten target, at a distance of 16 centimeters from this target, and shielded by an aluminium sheet 1 mm thick. The peak kilovoltage was 50, the milliamperage 5. Four different lengths of treatment were given the males, of 12, 24, 36 and 48 minutes duration, respectively, and these treatments were designated as t-1, t-2, t-3 and t-4, respectively. The treated females were given only the t-1 and t-2 treatments. Directly after the treatment, six series of cultures, each series containing from 25 to 30 cultures, were established, as follows. The control, or C series, consisted of matings of control females and males in pairs. The t-1 series comprised pairs of t-1 females and males. The cultures of the t-2 series each contained one t-2 female and one control male. The series designated as t-2, t-3 and t-4, respectively, consisted of cultures each of which contained two control females and one treated male of the kind indicated. After six days in the first culture bottles, called "brood 1", the parent flies of this P_1 generation were transferred to fresh cultures, called "brood 2".

In examining these P_1 - F_1 cultures, it was soon noticeable that their productivity decreased progressively with increasing treatment of either parent, altho, as had been expected, the fertility of the females was much more affected in the first brood than was that of the males. In the later brood, the females partially recovered fertility, but the males did not. When the F_1 flies hatched they were subjected to close scrutiny and among somewhat over two thousand examined in all the treated series 81 having distinguishable (though often slight) morphological abnormalities were observed, while among about the same number of controls there were only about 19 that seemed correspondingly ab-

normal. Among these abnormalities there must of course have been included modifications not genetic in their basis.

The F_1 flies, not necessarily virgin, were then mated together in pairs, brothers by sisters as far as possible. (They then formed the P_2). One thousand and eleven cultures containing control females, and one thousand and fifteen from the various treated series, distributed as shown in table 1, were started, in as many separate half-pint bottles. These matings had the formula

$$\frac{sc \quad v \quad f}{bb} \text{ } \overset{\text{♀}}{\times} \text{ } \frac{sc \quad v \quad f}{-} \text{ } \overset{\text{♂}}{\text{.}}$$

The multiply heterozygous condition of these P_2 females made it possible to discover and to locate any lethal or visible mutant gene lying in either of their sons (the F_2). In the case of a lethal, sons showing the non-crossover combination of genes lying on either side of the lethal would be missing from the F_2 aggregate, and the percent of the crossover classes would show the location of the mutant gene more exactly.

As the F_2 generation of these cultures began to be examined, certain facts soon asserted themselves forcibly. The controls were consistently showing an extremely low rate of mutation, similar to what had been observed on some previous occasions; in fact, only one lethal was found in the 947 fertile control cultures, comprising twice this many tested control X chromosomes (two for each mother). But the treated series just as consistently showed a rate of mutation far in excess of anything previously known, and it was evident in addition that, where the P_1 male only had been treated, lethals and other mutations were present in the bb -bearing chromosome, derived from him, and very seldom in the $sc \quad v \quad f$ -bearing chromosome, whereas, where the P_1 female only had been treated, these relations were exactly reversed. (The figures are shown in table 1). It appears quite clear, from these statistics, that mutations are produced by X rays, in *Drosophila*, and furthermore, that they are produced both by treatment of the mature sperm, and of the eggs. In the case of brood 2 of the $t \ 2 \text{ } \text{♀}$ series the cells must have been in relatively early oögonial stages at the time of treatment, yet here too mutations were unquestionably produced, and the mutant genes were transmitted to the viable eggs laid after the partial return of fertility. This result runs counter to the assumptions made by some X ray practitioners in justification of some of their practices in ovarian therapy.

Table 1
 P_2 — F_2 cultures in "First Experiments"

Series	Cultures started	Cultures hatched	Lethals		Semi-L.		Visibles	
			Mat.	Pat.	Mat.	Pat.	Mat.	Pat.
C	1011	947	0	1	0	0	0	0
t_1	30	25	0	1	0	0	0	0
t_2 ♀ BR. 1	68	56	6	0	1	1	0	0
t_3 ♀ BR. 2	168	160	7	1	3	0	1	1
t_2	86	65	0	10	0	1	0	1
t_3	136	72	0	8	0	2	0	4
t_4 BR. 1	315	217	0	34	0	5	1	6
t_4 BR. 2	212	188	2	20	0	5	0	7
Tot. t	1015	783	13+2	73+1	4+0	13+1	1+1	18+1

note: mutations in treated chromosomes are shown in italics. Among the semi-lethals and visibles a few inconspicuous mutations are here included that were not detected till the next generation (P_3 — F_3).

As usual, the numbers of recessive lethals (shown in the table) furnished the most extensive and the most definite test of the mutation rates, but there was no question that mutations having various other forms of expression had also been produced. Directing our attention first to other recessive effects on viability, we find a much smaller, but still noteworthy number of "semi-lethals", all chromosomes but one in the treated. We may define these, somewhat arbitrarily, as genes which ordinarily reduce the viability to about a half to ten percent of the normal, and which therefore may often be mistaken for lethals, in counts based on one culture. A large proportion of the semi-lethals detected produced visible effects, in those males containing them which survived; hence this class highly overlapped that of the visible mutations. As was to have been expected, some semi-lethals, as well as some relatively inconspicuous visibles, escaped detection till the following generations (F_3 and F_4) were examined, but this did not signify that they had not arisen before that time. Beyond the semi-lethals, there was also no doubt that there had arisen, in the treated X chromosomes, a rather abundant class of recessive mutant genes that produced only a slight reduction of viability. Of course it is well known that visible mutant genes commonly, tho not always, have such an effect on viability, and this relation was observed in the present experiments

as well, but it was also noticeable that in very many cultures of the treated series in contrast to the controls, the sons bearing one of the X chromosomes (the treated one) tended to run behind the sons of the contrary class in numbers even when they showed no discernible abnormality. The obtaining of definite counts, in order accurately to measure and follow up this phenomenon, would have been very time-consuming, however, and was therefore precluded in the present experiments, in view of the other matters that required attention. It may be observed that the genes here in question fall into the same phaenotypic category with the numerous recessive genes for reduced vigor depicted in the prevalent theory of heterosis.

Significant numbers of visible mutations also were obtained, and again, with rare exceptions, they occurred in the treated chromosomes. These visibles may roughly be classified into the "conspicuous" and the "inconspicuous", though of course the line of division will vary widely according to the observer, the conditions of observation, and the mode of application of the term. Despite this difficulty, we may say that at least half of the visible mutations here observed were such as would have been regarded by *Drosophila* workers in the early years, and by all but the most practised to-day, as inconspicuous. (See table 2). Most of these would have been likely to have passed unnoticed in the present work, had they appeared in single individuals only. It was the fact that an entire group of individuals bearing the mutant gene could be observed that made it possible here for a comparatively large proportion of them to be recognized. This corresponds with published observations of Baur on natural mutations in *Antirrhinum*.

Table 2
Mutations in "First Experiments"

	Lethal		Sem.	Weak	Vigor.
	cr. o. mod.	cr. o. norm.	($\frac{1}{2}$ —10%) viab.)	(10—70%) viab.)	(70—"100+"%) viab.)
± conspic.	} 23	} 68	7	3	6
± inconspic.			5	6	5
nvis.			5	many?	?

On the whole, the visible mutations in the treated chromosomes were similar in general type to what had been observed before in previous

Drosophila work. Of the 20 not classified as semi-lethals 7 were similar both in appearance and at the same time in locus, to previous described mutations. These were (in order of their locus) white eye, facet eye, tan body, tiny bristle, small wing, small eye, and a fertile mutant called "cleftoid" resembling in appearance and locus the sterile "cleft" described by Weinstein. Of these mutants, white, tan, small wing, and small eye were crossed to stock of the original mutants, and the apparition of the mutant character in the offspring showed that the X ray mutants were really allelomorphs of the old mutants. In addition, vermilion eyes appeared in a sterile F_1 female, which, barring mutation in her treated chromosome, should have been only heterozygous for this recessive gene. In view of the reappearance, then, of the 5 verified and 3 probable well-known mutations in the treated X chromosome, among fewer than 1014 females, whose parents were known not to contain them, it seems impossible to avoid the conclusion that changes of the same kind as those unhesitatingly described as "gene mutations" in other *Drosophila* work were now being produced by the X rays.

The visible mutations that were not allelomorphic to previously known ones were of diverse kinds — three characterized chiefly by ommatidial disarrangements, four by various wing peculiarities ("expanded", "mussed", "arc" and "splotted"), one by "ruffled hairs", one by a combination of small size and melanism (called "pigmy") and two rather diffuse in their effects ("wee" and "deacon"). Among these, "splotted" was clearly dominant. There were also among the lethals and semi-lethals several at least partially dominant for visible characters — including "stumpy", "mosaic bristles" and "cloven thorax".

The relative numbers of induced gene mutations located in different chromosome regions are shown in figure 2. Like the mutations previously known, they seem to occur in all regions, but there is a sharp maximum in the density at the left end, followed by a minimum, and there is another, somewhat lower, maximum about 12 units from the right end. The absolute numbers are large enough to allow us to be fairly certain of this much. In addition they make it rather probable that there is another minimum, to the left of the second maximum. Now, all these same features may be distinctly seen in the standard *Drosophila* map that shows the position of the previously observed spontaneous visible mutations in the X chromosome. It is likely that these apparent unevennesses in density are due to a kind of false perspective, and indicate variations in the frequency of crossing over per physical unit — i. e.,

in the relation between map distance and actual distance, — rather than real variations in the frequency of mutations or of genes in different portions of the chromonema.

Mutations in autosomes, if they were ordinary recessive lethals, could not have been detected in this set of experiments at all; if they were recessive visibles, they would not have shown until F_3 and, even then, only one quarter of those existing in F_1 would appear, and there would be no preexisting identifying characters to distinguish the group possessing them and thus to facilitate their detection. Despite these hindrances, and the fact that no special effort was made to discover such cases, a number of these recessive visible mutations not linked

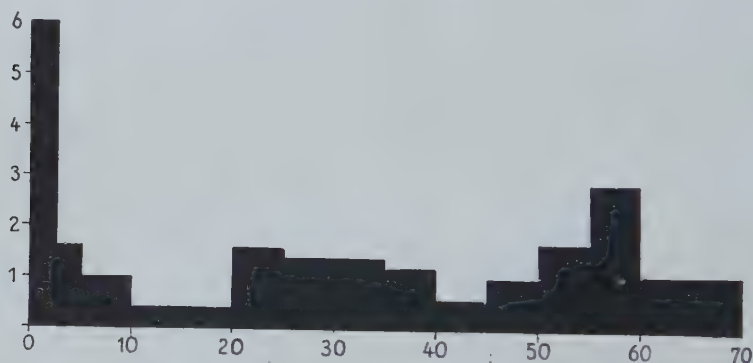


Fig. 2. Mutations per chromosome unit in "First Experiment"
(Abs. total = 93)

to sex were found in F_3 . In addition, a significant number of abnormalities appeared in F_1 and F_2 flies, whose later genetic behavior showed them to be non-sex-linked dominants. There remained, therefore, no reason to doubt that genes throughout the chromatin had been affected by the treatment.

The hereditary effect of X rays on the chromosomes is not confined to so-called "point mutations", for 23 of the 91 lethals involved at the same time an inherited reduction of crossing over, usually very marked, and affecting from half to all of the chromosome map. Modern work of a number of investigators has indicated that these "C factors", as they used to be called, usually consist in rearrangements of one kind or another in the sequence of the genes. On cytological grounds such an effect of X rays on the chromosomes might have been surmised

in advance, in view both of the fragmentation, and of the "stickiness", observed in X rayed chromosomes.

In several of the present cases of "C factors", a more specific sort of evidence of a rearrangement was obtained. In these cases, it was found that, when certain types of interchange did occur between the rayed and non-rayed chromatin, certain definite morphological abnormalities were invariably produced, that did not occur otherwise. This showed that the interchanging chromosomes did not exactly match, so that the resulting gametes contained either an excess or a deficiency of chromatin.

It is an interesting question why such rearrangements should so often be associated with lethal effects, but such an association is not invariable. Five cases were found of distinct "C factors", in treated chromosomes, which were not accompanied either by lethal or visible effects on the part of the chromosome region involved (when interchange did not occur). These cases may have been mere samples of a much more considerable number, for little attempt was made to keep account of the frequency of crossing over when neither lethal nor visible mutations were present.

Locus rearrangements, including translocations, produced by X rays, should have a use in connection with a number of genetic problems. Among these are problems of synaptic association, of physiological isolation in evolution, of the locus or loci of the sex-differentiator, and of so-called "chromatin balance" — by which is meant the effects of changes in the proportions existing between different genes. It should be possible also, through such cases, to obtain more direct evidence of the physical correctness of the linkage maps and of the so-called "mechanical theory" of crossing over on which they are founded.

Before proceeding to the other results of this first set of experiments, we may consider the related results of later experiments.

In one set of these the previously known chromosome rearrangement, or "C factor", termed "Cl", which has an associated recessive lethal effect, was used. The object of this procedure was to prevent crossing over and to kill off all sons of the tested F_1 females which carried this non-treated Cl chromosome. Then if a new lethal had been produced in the other chromosome, which was the one subject to treatment, there would be no sons at all — a condition that could easily be recognized by mere naked eye inspection of the culture bottle. The P_1 cross was of "small eyed", but otherwise normal males, whose sperm

were subject to treatment, by females containing one "Cl" chromosome and one bearing the genes *sc v f bb*. In the F_1 , the females carrying Cl could be distinguished since this chromosome contains also the dominant, bar eye, and such females were crossed, one in a culture, to their brothers. It was in the F_2 , hatching in these latter cultures, that lethals in the *sy* chromosome could be distinguished by the absence of all males (except occasional crossover or non-disjunctional males, which, however, had a characteristic appearance). Other mutants than lethals were not looked for. (See figure 3 and table 3.)

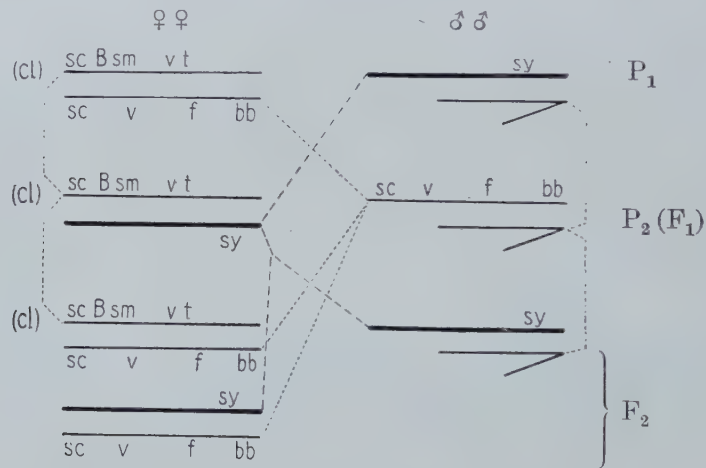


Fig. 3. Scheme of crossings in "C₁ Experiments"

Table 3
"C₁" experiments

	Total Cultures	Let.	Sem.	Vis.
C	198	0	0	0
t_2 { BR. 1	378	26	2	1+
BR. 2	298	23	2	0+
t_4 { BR. 1	261	21	6	2+
BR. 2	511	68	6	1+

Summarizing the results of this set of "Cl" experiments, we find that in 772 fertile cultures of P₂ pairs derived from sperm treated with

the t4 dose there were 89 cases of a lethal in the treated chromosome; in 676 fertile cultures from sperm treated with the t2 dose there were 49 lethals, and in 198 control cultures there were no lethals. These results are in close agreement with those of the first set of experiments. It may therefore be legitimate to combine the two sets of data together in order to get as large a body of data as possible on which to base an estimate of the extent to which the mutation rate was raised by X rays. In doing this, we shall add in the data from the later generations of non-treated chromosomes in the first set of experiments; these had increased the total number of such chromosomes tested there to 5,818, and these included 5 lethals in all. In both sets of experiments combined, then, we find a total of 5 lethals in 6016 control chromosomes, as compared with 59 lethals in 741 chromosomes given the t2 treatment, and 143 in 1,177 chromosomes given the t4 treatment. The rate of mutation in the t4 chromosomes, then, was about 150 times that in the controls. It will be evident that, though there may be a considerable range of error in the exact figure, the magnitude of the effect must nevertheless be extremely high.

The combined results likewise show that an increase in X ray dosage causes an increased production of mutations, although just what function is involved cannot yet be stated. There should be an exact proportionality between "point mutations" and dosage if the former directly result from individual chance "hits" by the rays, and the data on visible mutations to be given later lie nearer this relation, but the above figures show a relation between the t4 and t2 frequencies that is nearer $\sqrt{2}$ than 2. However, the figures are not large enough yet to make the exact ratio at all certain, and it is to be noted also that they include regional displacements, which may well vary according to a different function from the others.

In both sets of experiments a portion of the treated chromosomes were from sperm that effected fertilization during the first six days after they had been treated, and another portion from sperm that effected fertilization from six to twelve days after treatment. The mutation rates in the individual experiments do not show any consistent variation correlated with the age group of the sperm utilized, but only the apparently considerable meaningless variation, plus and minus, to be expected of small numbers. When, now, we lump together all data from sperm of a given age group we find that, both in the t2 and t4 series considered separately, and also in the two averaged together

(weighted equally), the difference between the two groups remains without statistical significance. Thus, in the final average we find 9,8% of lethals from the earlier sperm and 10,2% from the later, the difference being 0,4% and having a probable error more than twice as large as its own value. Until these results are checked up by those of a more homogeneous set of experiments, we may provisionally conclude, first, that mutation has little or no effect on sperm viability, and conversely that X rays do not produce any marked differential effects on sperm viability, of a kind which, secondarily, tend to result in mutations.

Another result bearing on the problem of how the mutations were produced is the observation that not only sperm in the male, but also in the female receptacles, is susceptible to the transmuting action of X rays. For, in the set of experiments involving C1, there was one series, of 109 F_1 cultures, in the case of which not the P_1 males themselves, but the already impregnated P_1 females, had been given the treatment in t2 dosage. Among them 10 lethals were found.

Although, in the C1 experiments, only lethals were looked for, nevertheless several other effects were so conspicuous that they were discovered anyway, without the flies originally having been removed from their cultures. These included four visible mutations (one of these causing a lack of sex-combs and of fertility in the male), 16 semi-lethals, at least 7 others causing distinctly lowered viability, and three other kinds of changes, namely, a deficiency involving bobbed, a mutant non-lethal condition that rendered the chromosome possessing it likely to become eliminated at the reduction division, and another case of rearrangement of loci in the X chromosome, yielding visibly abnormal crossovers.

In addition, it was observed that, in the formation of the females of the F_1 generation, three of the four mutant genes already existing in the non-treated chromosome, — namely, vermilion, forked, and bobbed — each arose again (in separate cases) in the treated chromosome, resulting in three females that were homozygous for and manifested one of these recessive characters. Two of them were sterile, but from the other a stock of the new forked, viable and fertile, was derived.

To obtain further data concerning the origination of visible mutant genes another set of crosses was resorted to. In these, normal-appearing males containing bobbed were mated to yellow females of the stock containing the two X chromosomes attached to each other, and a supernumerary Y chromosome. The F_1 males receive their single X from the

paternal gamete and their Y chromosome from their mother; hence they can reveal at once, on inspection, visible mutations that occurred in the sperm from which they were derived. The P_1 males were divided at random into two lots, receiving the t2 and t4 treatments, respectively. These two series had to serve as checks against each other. Had time permitted, non-treated controls would have been reared also, but all previous *Drosophila* work (including extensive breeding and examination, in the present work, of the stock from which the P_1 males were obtained) has shown visible mutations to be exceedingly rare — certainly not more frequent than of the order of one in a thousand, in the X chromosome. This cross and its results are shown in figure 4 and table 4.

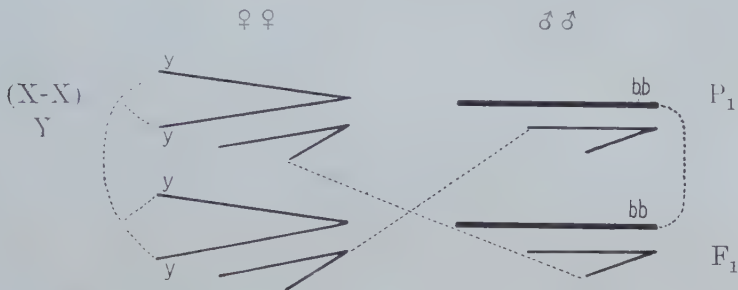


Fig. 4. Scheme of crossings in "Double X Experiment"

(Note: *y* represents mutant gene for yellow body located in the X-X, or double X chromosome. *Y* represents Y chromosome)

Close scrutiny of 1,490 sons in the t2 series showed that 61 had some sort of visible abnormality. In the t4 series, in a total of 1,150 sons examined, 86 were found to be visibly abnormal according to the same standards. Some dominant autosomal abnormalities showed in the females and there were probably four and certainly one female, grey in color and abnormal in venation, which contained a translocated fragment of the paternal X chromosome in addition to their maternal double X. Among the abnormalities in the males there were many quite definite in their expression, that would in ordinary *Drosophila* work anywhere have been taken for mutations, and these included various cases that appeared identical with previously known mutants. Thus, one fly had all the distinct peculiarities of rudimentary wing, one those of broad, one was like crossveinless, one like vermilion eye, two others had garnet or ruby-appearing eyes, white eyes appeared three more times, and wings like miniature three times — twice in a

form more extreme than previously known. If, now, we run through the list of "best approved" sex-linked mutations, agreed upon by *Drosophila* workers, we find that the majority of these, or, if not these, then at least mutants looking just like them, have reappeared in the present combined experiments. Though, in the experiments involving the double X, several circumstances prevented the testing of the apparently recurrent mutants against the genes which they resembled, the presumption is in favor of their identification being in most cases correct, since in the preceding experiments those mutants that were tested all turned out to have been correctly identified.

Up to this point we have confined our attention to mutations having a mode of expression familiar in genetic work — namely, dominant and recessive "visibles" and recessives affecting viability. We may now consider two other possible categories — namely, mutants that are dominant for lethal (inviability) and for sterility effects. Though these may not, individually, be subject to the breeding test, if they arise in sufficient numbers they may produce decided effects en masse, and so indirect evidence of their occurrence may be obtained.

Table 4
Visibly abnormal sons of rayed ♂♂ in "Double X Exper."

	♂ tot.	♂ mut.
t ₂ BR. 1	1071	48
t ₂ BR. 2	419	13
t ₄ (a 11 BR. 1)	1150	86

In the case of dominant lethals, the most obvious effect of a considerable number of them would be a reduction of productivity of the cultures. As before mentioned, this was observed, even when only the males had been treated. Secondly, it would be found that this lowered productivity was caused by failure on the part of eggs laid to develop to maturity. This too was observed to be the case, in a new series of experiments in which sample counts of eggs laid and mature flies hatched in control, t₂ and t₄ cultures were compared.¹⁾ Thirdly, and this constitutes the most crucial evidence, if these failures of the

¹⁾ e. g., from 1307 fertilized control eggs laid, 990 adult flies were produced; from 569 eggs fertilized by t₂ sperm, 163 flies developed.

treated sperm to form viable zygotes were due to dominant lethal changes that might occur separately in the different chromosomes, as mutations may occur, there should result a depression of the ratio of females to males, since such lethals in the X chromosome would kill the daughters only. We assume here, of course, that the Y need seldom be taken into account in the case of such effects, just as is known to be the case for many other effects, with the exception of male fertility. Now, when the sex counts were added up, it was found that this depression of the sex ratio probably did exist in the treated series, as compared with the controls, and that it was stronger, (not quite twice as strong) in the t₄ than in the t₂ series. (See table 5). A practically complete check on this explanation can be obtained when the depression in viability of non-disjunctionally produced females can be compared with that of the others.

Table 5.
Sex-Counts in F₁ in Part of "C₁" experiments

	♀	♂	$\frac{\text{♀}}{2\text{♂}} (= S)$	$\frac{St}{Sc}$	Depres.
C	1496	685	1.09	—	—
t ₂	1162	596	0.976	.896	.104
t ₄	603	338	0.893	.818	.182

Now, if these dominant lethals occur at random in the chromatin, one such change being independent of another in a different chromosome, then there would be a calculable relation between the amount of depression of the sex-ratio (s) and the amount of depression of egg viability (v). The former quantity would be caused by dominant lethals in the X, the latter by those in the chromatin in general, and so this relation would depend upon the ratio (r) which the total haploid chromatin including the X bears to the X alone. The formula turns out to be as follows:

$$r = 1 + \frac{\log v_c \text{♀} - \log v_t \text{♀}}{\log s_c - \log s_t}$$

(That is, the logarithmic depression of egg viability is the (r-1)th power of the logarithmic depression of the sex ratio.)

It should be explained that v_♀ here represents the proportion of eggs laid that develop into mature females, in the c or t series, and s

is the number of mature females divided by males. A larger volume of data must be secured before this formula can be adequately tested out, but the data so far obtained indicate strongly that the randomness of lethal changes assumed in this formula does not generally hold. That is, if dominant lethals occur independently throughout the chromatin with only the frequency, per unit, with which they occur in the X (as indicated by the depression of the sex ratio), then many more eggs would have developed than actually did. This is especially true with the heavier dosage. Thus an additional damaging effect (besides independent mutations) probably comes into play, that tends to involve the sperm or its chromatin as a whole, or at least tends to involve more than one chromosome at a time. Such effects of X rays, not necessarily mutational in nature, were long ago described by the Hertwigs and others on the basis of cytological and embryological investigations.

Table 6
Tests of ♂ fertility

Exper.	dose	Total Cultures	Sterile Cultures
"Double X"	t_4	107	16
"C ₁ "	t_4	237	62
"C ₁ "	t_2	320	27
First C		983	36 ¹⁾

Dominant genetic changes causing sterility in the male were also frequent in the offspring of rayed fathers, as the first table shows. The female appears to be less often so affected. Tests of several batches of F₁ males by control females in the experiment involving C₁ further showed that the frequency of such sterility varies with dosage. The irregularity of the sterility results in the first set of experiments was due to the fact that here the F₁ females were allowed to mate with more than one male, and the extent to which this was allowed to happen varied in different series. Whether this ♂-sterility is mainly due to breakages of the Y chromosome, like those recently found by Stern, or to gene mutations elsewhere, remains to be studied by tests of its method of transmission through the fertile female. In the crosses

¹⁾ Includes sterility due to ♀.

involving the double X the males did not receive a treated Y and many of them too were sterile, but their sterility may have been caused by recessive genes in their treated X. It is also to be observed that, in general, flies of mutant character were especially likely to be sterile; in fact about half of the visibly mutant males in the double X experiment failed to breed. The same phenomenon has often been noted sporadically in the case of "natural" mutations in *Drosophila*, but its frequency there has not been studied, in view of the scattered character of the observations. The δ -sterility tests are summarized in table 6.

Having now passed in review the different kinds of mutations for which direct or indirect evidence was obtained in these experiments, we are in a position to draw certain conclusions concerning the effects as a whole. On the basis of the proportion (16.5 %) of recessive lethals and of visibles produced by the t4 treatment in the X chromosome, we may calculate that there were probably about 47 % of germ cells containing such a mutation in some part of the chromatin. But, calculating from the depression of the sex ratio, the percent of dominant lethals was at least as high (18 %) as that of recessive lethals and visibles (more, if a high proportion of these dominants were not fully lethal in effect). If we reckon these in, we find that 76.8 % of the germ cells contained one or more mutations of the above kinds, and still we are not counting invisible mutations for sterility, for merely moderately reduced viability, or for changes of a subliminal or somehow hidden nature. These figures will be subject to some modification, if we find that mutations in different parts of the chromatin are correlated with one another. This question, yet to be attacked, is of considerable importance as it bears on the mechanism of production of the mutations. But even if they are correlated, it must remain true that they are produced in numbers nearly as great or greater than the number of germ cells in the count, though they may tend to cluster in these germ cells. And yet, despite such large numbers of mutations, the definitely visible ones, forming but a small fraction of them all, can manifest themselves in relatively few of the zygotes produced. This will be particularly true, of course, in the F_1 from ordinary crosses of treated males, since here only dominants appear.

In order to produce a very high proportion of definitely visible mutations (in crosses not involving the double X) it might therefore be necessary to sacrifice so much in the way of viability and fertility as to nullify the success of the work. For, after a treatment has been

reached which reduces productivity 50 %, further increase in the treatment must reduce productivity faster than it increases the proportion of visible mutations (supposing the ratio of visible to other mutations remains the same), and so a level of dosage is soon attained beyond which it is not profitable to pass. This may be one of the chief reasons why, in the past, attempts to demonstrate the production of visible mutations were unsuccessful. Of course, if means were found not simply of increasing the general mutation rate, but of controlling specifically the locus and the direction of the mutation, this difficulty would be overcome, but it seems that the scientific tools for achieving such a feat of sharpshooting, worthy of Maxwell's demon, are not yet in sight. Meanwhile, however, treatments of the order of effectiveness of the present experiments with X rays would not seem too destructive to be practicable, in the fertile organism here dealt with, at any rate. And, if we consider the percent of visible mutations to be smaller than desired, and the problem of fecundity unduly troublesome, we should remember that, in the untreated organisms, the frequency of the desired mutations may be only about $\frac{1}{150}$ as great, and so it may be possible to speed up the formation of new races, in *Drosophila* at least, to a degree that will be useful despite the difficulties of breeding. This becomes evident if we consider that, in the double X cross, more visible mutations in the X chromosome were observed after these X ray treatments than in all previously reported *Drosophila* experiments combined.

The present experiments were not designed solely to study the frequencies of mutations, but also to investigate their manner of origination and continuance, with especial reference to the possibility, brought to the fore by work of Anderson, Eyster and Demerec, of the gene having a compound structure. If the gene is compounded of a plurality of identical molecules, or other interchangeable members, then the multiplication and separation of these members accompanying growth and cell division would ultimately result in a sorting out process whereby a given gene in certain descendant-cells had all its members derived from one member in some previous ancestral cell, while the corresponding gene in other descendant-cells was wholly derived from another member present in that ancestral cell, and so forth. Since the chromosome-halves in successive cell-divisions can scarcely be supposed to preserve a fixed orientation with reference to the postulated gene members being separated, it would follow that descendant-cells which

agreed in having their members derived from the same member in an ancestral cell would often be separated from one another, by other cells which contained derivatives of other members in the ancestral cell. Therefore, if one member (or only some, but not all members) in a fertilized egg (or other ancestral cell) had been mutant, the descendant tissues should tend to exhibit the mutant characteristic mosaically, in an irregular "crazy quilt" (patchwork) arrangement.

Furthermore, if the sorting out was still incomplete after one zygote generation had elapsed (due to there being many gene members or a not completely random sorting), then the gene should behave for awhile in inheritance as if it were unstable, until the sorting was completed. For either some normal-appearing individuals, invisibly containing some mutant members, would, by a continuation of the sorting process, give rise to some mutants, or some of the mutants, still containing some normal members, would, thru the sorting, give "reversions" to normal, or both phenomena would appear. Which type, mutant or normal, would more often give rise to the other, would depend upon the degree of "dominance" of the normal as opposed to the mutant members inside the gene, but, under the conditions postulated, one or the other type of "eversorting" tendency would be found to occur for awhile.

The appearance of the visibly mutant F_1 zygotes from treated parents gave evidence regarding the first point — i. e., the mode of distribution of the mutant genes among the cells (in this case the somatic cells) of the first generation receiving them. The first series of experiments provided some of this evidence, concerning dominant mutations, but the crosses involving the double X provided the bulk of it, as was expected, since here even recessive sex-linked genes from treated sperm could show at once in the sons. It was found to be indeed true that, ordinarily, in a so-called "mutant" F_1 individual not all the tissue was mutant in nature. For mosaically mutant individuals formed a very large proportion of the total of mutants. In fact, it is a question whether all the seeming non-mosaics did not really contain unmutated tissue too, located in some part of the body not subject to the manifestation of the mutant character. Thus the effect of the X rays, in most cases at least, is "fractional", in that it is exerted on only a fraction of the treated gene, or at any rate on only a fraction of that gene material which is derived from a treated gene. This means that the treated gene was to some extent compound, not all its members being transmuted, or else that the mutation did not occur at the time

of treatment but as an after-effect, during or subsequent to the division of the gene, and then only in one of the two or more counterparts of it that should have been formed.

When now we examine the arrangement of the mosaic tissue we find that nowhere was there any evidence of its consisting of an irregular crazy-quilt pattern at all, as the usual compound gene theory would lead us to expect, but, so far as could be determined, it involved just one apparently clean-cut separation, as between right and left halves of the body. (We may of course occasionally expect some irregularities, due to "wanderings" of cleavage nuclei, with the same frequency as this occurs in gynandromorphs). Thus, if the effect is not an after-effect, on an originally unitary gene, there seem at any rate to be not numerous parts, subject to sorting out, but only two or less probably four parts, as tho the gene in the treated sperm cell were precociously split in anticipation of one or two succeeding cleavage divisions. Possibly the chromosome as a whole is thus split, invisibly, as some cytologists would have us believe. It would take us too far afield to discuss here possible ways of obtaining evidence to decide between these alternatives. One fact already gained, bearing on the question of an after-effect, may however be mentioned. Mosaics were produced by sperm that effected fertilization more than six days after treatment just as by those functioning within the first day. It will also be recalled that the frequency of mutants from these two classes of sperm seemed the same.

In harmony with the finding of somatic mosaics, it was also found that the germinal tissue of F_1 mutants very often does not correspond in composition with their mutant somatic tissue, even when they are not visibly mosaic. For most of the fertile "mutant" males from double X mothers did not transmit their mutant gene to their offspring.

This brings us to an examination of the second and third points previously mentioned — those concerning the stability, in later generations, of the normal and mutant-seeming genes derived originally from treated genes. This question was tested as extensively as was possible under the circumstances, in the first set of experiments. From each P_2 culture (containing F_1 as parents) that produced F_2 flies, another, or P_3 culture, having the same genetic formula as before, was made up, to secure an F_3 generation, and from as many of the latter as possible a P_4 culture was similarly made up. From cultures in which mutations had been found, several new cultures were always started. Unfortuna-

ely, however, in the case of the non-mutant cultures, circumstances made it impossible to make up nearly as many P^4/s as P^3/s .

Table 7. P_3 — F_3 cultures in "First Experiments"

C	Total cultures hatched	Let. ¹⁾	
		Mat.	Pat.
	876	3	1
t_1	23	0	0
$t_2 \text{ } \varnothing \text{ BR. 1}$	50	0	0
$t_2 \text{ } \varnothing \text{ BR. 2}$	132	0	0
t_2	49	2	0
t_3	48	0	0
$t_4 \text{ BR. 1}$	151	1	0
$t_4 \text{ BR. 2}$	137	2	0
Tot. t	590	5	0

Turning our attention first to the derivatives of non-mutant F_2 cultures of the treated series, we find that, of 590 fertile cultures, 5 showed lethals in the treated chromosome. (Table 7.) This apparent production of a significant number of new lethals, a generation late, does not imply a sorting out of numerous gene members, as might first be supposed, for the mosaic nature of the P_2 flies would be expected sometimes to apply to the germinal tissue as well. In that case, such a P_2 fly would not be recognized as lethal-containing, for some of its offspring carrying the treated chromosome would not carry the lethal; some daughters, however, would carry it, and these P_3 would breed as regular heterozygous lethals. The real breeding test of the compound gene problem thus does not arise until the generation after, in the P_4 — F_4 cultures (table 8). Here it was found, amongst 263 cultures derived from non-mutant parent cultures, and descended from treated P_1 males, that there were no lethal or other discernible mutations whatever; in 141 corresponding cultures descended from treated females, 2 lethals and no other mutations were found — a number which of course has little significance by itself, but speaks for the desirability of further data.

The cultures derived from F_1 flies that bred as mutants showed the mutant gene to remain stable in succeeding generations. In only

¹⁾ Inconspicuous semi-lethals and visibles first noticed here might have been present in F_2 and hence were included in Table 1.

a very few cases did a fly which was expected to have received a lethal fail to carry it, and these few cases were to have been anticipated because of the chance of occasional crossing over between the lethal and the

Table 8. P_4 — F_4 cultures in "First Experiments"

	Total cultures hatched	Let.	
		Mat.	Pat.
C	552	0	0
t_1	15	0	0
$t_2 \text{ } \varnothing \text{ BR. 1}$	36	0	0
$t_2 \text{ } \varnothing \text{ BR. 2}$	90	0	2
t_2	30	0	0
t_3	36	0	0
$t_4 \text{ BR. 1}$	101	0	0
$t_4 \text{ BR. 2}$	81	0	0
Tot. t	389	0	2+0

genes used to mark its place. The visible mutant genes served better than the lethals to test the point (not having been selected for stability already and because homozygous or non-crossing-over stock of them could be established). In these visible mutant cultures, there was no evidence of reversion. Some of them, of course, overlapped the normal phenotypically, but here tests showed the genes to be mutant still. On the other hand, in the majority of cases the mutants could, by careful inspection, be identified positively, and here the mutant characters always behaved as though perfectly stable in their inheritance. Most of them were followed through the fifth, sixth, or later generations.

On the whole, then, we may conclude that the results of the breeding tests are against the idea of many interchangeable parts in the great majority of genes in *Drosophila*, although further breeding tests are admittedly to be sought. The evidence from the visibly mosaic F_1 flies, which is much stronger than the breeding test evidence so far obtained, leads to the same conclusion. This is, that the gene in the sperm cell is not multiple in structure, but that it not improbably is in two divisions, in preparation for mitosis.

Whatever may be the cause of the fractional effect of raying on the genes, one result of it may be deduced with considerable assurance, provided the fractional effect is true of cells in general. It is evident that, if the induced mutations really occur previous to cell division,

rather than as an after-effect, then, since the original treated gene separates later into mutated and non-mutated material, the mutated material in the original treated cell had to "compete" against a much greater amount of non-mutated homologous material than in the succeeding daughter cell that it entered. Hence the induced mutation would often be unable to reach nearly as full expression before division of the treated cell as afterwards. But, since most mutations are lethal or at least deleterious, this means that daughter cells, derived by division of treated cells, will be more apt to be adversely affected by the raying that occurred previously, than the original undivided treated cells were. This would explain why, even if no abnormal distribution of chromosomes occurs at mitosis, tissues which undergo repeated cell division — such as embryonic, lymphatic, epidermal, germinal, and cancer tissue — would be more damaged by raying than tissues like adult nerve, muscle and most gland tissue, that undergo few or no mitoses.

Before closing we may direct our attention to some further problems concerned with gene structure that may now be attacked through experimental modification of the gene. One of these is the question of the number and size of the genes. As I pointed out some years ago, evidence on this matter can be obtained thru an extensive tabulation of the number of recurrences of mutations in identical loci, as compared with uniquely occurring mutations. Obviously, if mutations can be produced in quantities, this method will become far more feasible and more accurate. It will also be of interest to study intensively both the kinds, and the numbers of different kinds, of mutations producible in a given locus. The frequency with which mutations in general can be produced is high enough to permit such a study. It can then be determined, too, how these mutant allelomorphs in their turn can be changed, and whether, for example, they can be caused to mutate back to normal. Certain fundamental questions are involved here. The fact that an allelomorph like white eye apparently occurred four times, and that many of the induced mutations were seemingly identical with those previously known — despite the supposed complexity of the gene — would suggest that many both of our artificial and natural mutations involve some sort of inactivations of the gene¹⁾, including at times actual "losses". Not all natural mutations can be of such nature, however, else the genes could not have differentiated from one another in the first place. And

¹⁾ This suggestion was made to the writer by Altenburg.

as for the effect of X rays in this respect, be it noted that, in ordinary substances, they are known to produce chemical changes of all kinds — not simply “break-down processes”. However, the “breakdowns” may occur oftener, as is true in general, in harmony with the second law of thermodynamics. The investigation of these questions should at least be attempted and, though these specific problems may not be solved thereby, other leads are sure to open up as the work progresses.

Are “natural mutations” due to “natural X rays”? We must attempt to exclude them and then measure the mutation rate. We must also renew the investigation of the possible effectiveness of other agents, utilizing our knowledge of decreased productivity as an index of an increased mutation rate. Professor Altenburg, in preliminary experiments which he has given me the privilege of referring to here, has obtained evidence that ultra-violet light, in exposures sufficient to cause complete sterility in a majority of treated males, does not cause mutations in the non-sterilized ones treated likewise — at least the rate of mutation can not be increased to anything like the extent to which it is increased by sub-sterility doses of X rays. Preliminary experiments of my own, in which males were subjected to semi-lethal exposures to heat, that sterilized a majority of them, led to the same conclusion as that reached by Altenburg for ultra-violet light.

In the present address, I have purposely discussed various matters that are admittedly subjects of conjecture, not in order to indulge in idle speculation, but to suggest that in the new line of work here described there may be means of obtaining actual experimental evidence regarding some of these matters at least, if only we direct our efforts with due reference to these possibilities. In conclusion, however, it will be well to return to the facts more directly founded on the present data: — namely, the effectiveness of X rays in inordinately raising the rate of gene mutation, both in sperm and in eggs, and in ovarian cells which, after the partial return of fertility, will form eggs; the fact that the intensity of this effect varies with the dosage; the production of sterilizing changes, and probably of dominant lethals; the causation of frequent heritable rearrangements in the linear order of the genes; and the fractional effect of X rays on the genes. It is to be hoped that there may be further developments in the study of the causation of these phenomena, but, whatever these developments may be, it should at least be possible to take advantage of the effects that may be produced, as aids in experimental breeding and in studies in heredity and evolution.

Eugenics

Raymond Pearl

Institute for Biological Research of the Johns Hopkins
University, Baltimore, Maryland, U.S.A.

I.

Probably from the earliest times the more intelligent portion of mankind has at least reflected upon the quality of the breed. Indeed the self-recognition of individual superiority, however illgrounded in fact this feeling may be, carries with itself inevitably the idea of an aristocracy. There must always have been, since the dawn of intelligence, the desire to pass on to descendants the material as well as the spiritual advantages associated with a superior position in the tribe. Furthermore the notion must be very ancient that it is best for the tribe to have its affairs managed by the superior individuals in it. The "divine right of kings" concept has found lodgment by no means exclusively in heads that wore crowns.

Certainly Plato was greatly concerned about the "inborn qualities of the race". In his plans for an ideal state the body of ideas that we now call eugenics had an important place, and in a practical as well as an academic sense. "Breeding better men" was a matter upon which the state should ever keep a watchful eye, and encourage in all possible ways. Only so could there be assured an adequate supply of superior persons, capable of properly managing the affairs of the commonwealth.

While such ideas as these must have prevailed from the remotest antiquity, and are indeed almost certainly, in some part at least, at the root of primitive class marriage taboos and commandments, they lacked anything like a scientific foundation until comparatively recent times. Francis Galton was the first person to undertake seriously the the collection and analysis of observational data for the purpose of finding out the laws of heredity in human kind. From its very beginning Galton's interest in the problem of human inheritance was animated

and motivated by the eugenic idea. He labored to know the laws of heredity so that we might intelligently and systematically improve the inborn qualities of the race.

Galton's work needs no detailed review before this audience. You are all familiar with it. But I should like to examine briefly certain of its philosophical aspects, in order to set a background which we may view the later developments of the subject. In the first place, there are to be noted in Galton's work on eugenics two distinct phases or aspects, just as in that of nearly all those who have followed him in this field. The one phase is the detached, objective investigation of the phenomena of human inheritance; the other is the propagation of eugenic ideas and commandments in the emotional and intellectual soil of the race. The former has its roots in intellect, the latter in emotion. In Galton's case these two phases were, on the whole, successive in time, with relatively little overlapping. This temporal disparateness has not always been so distinct in the efforts of some of his followers. To the first phase of Galton's work belong his great classics, *Hereditary Genius* and *Natural Inheritance*. The second phase had its climax in the formation of the Eugenic Education Society, now the Eugenics Society, which furnished the model for similar organizations all over the world.

The methodology of Galton's investigations of human inheritance was essentially and fundamentally statistical, and out of it grew the modern science of biometry. He handled two kinds of material, with a difference in method primarily growing out of the peculiarities of the data. In the studies like *Hereditary Genius* he, in effect, counted the number of relatives, ancestral and collateral, of persons who were themselves in fact superior, or at least occupied in their time a distinguished position among their fellows. He believed that he showed that among such relatives those who were in fact superior or occupied a position of distinction in society, were more numerous than was to be expected on the supposition that one person was as likely as another to be superior or distinguished, regardless of their ancestry. This conclusion has been generally accepted, on the basis of Galton's investigations and those of many subsequent workers by the same method. But that there are serious difficulties and pitfalls inherent in this methodology has always been recognized by critical geneticists. What some of them are will be suggested later in this paper. I am concerned at this stage only to give a birdseye view of the case.

Galton's second category of material and method is exemplified in *Natural Inheritance*. In that investigation certain physical characteristics of individuals, and their ancestral and collateral relatives, were objectively measured, with as great a degree of precision as was attainable in the circumstances. Then correlation tables were set up between different groups of kin — such as fathers and sons — and the correlation existing relative to the measurements taken was evaluated. These correlations were found to be generally positive, sensible in magnitude, and orderly in their relation to the closeness of the genetic kinship of the relatives involved. These results led to the formulation of the "Law of Ancestral Inheritance". This method of investigation has been enormously developed by Professor Karl Pearson, Director of the Galton Laboratory of Eugenics in the University of London. This laboratory was founded as the result of a generous bequest left by Galton at his death, to further the development of the branch of science which had been the major intellectual interest of his life.

Substantially all of Galton's investigations on inheritance were made in complete ignorance of, because prior to, the two classical foundations of our present knowledge of genetics, the work of Mendel and Johannsen. The fundamental thing, which these two investigators taught us, which altered completely not only the interpretation of genetic phenomena but also the methodology by which they can most successfully be studied, was that the somatic appearance or characteristics of an individual give no guarantee as to what the somatic appearance or characteristics of its ancestors were, or what those of its descendants will be. A black hen mated to a white cock may have barred offspring. And both the black hen and the white cock may each have had barred parents. A large bean may throw uniformly smaller offspring than a small bean. As we now know, the relation between the somatic characters of parent and offspring depend not upon what the somatic characters of the parents were, but instead upon their genetic constitutions — the genes which they carried in their germ cells.

But the theory which underlay the methodology of all Galton's investigations of human heredity, and the philosophy of his outlook and conclusions, was that the mechanism of heredity was such that the children of superior men have "an enormously greater chance of turning out to be gifted in a high degree" than the children of ordinary men. This became the foundation of his eugenic teaching. If one could manage

to select only superior human beings for breeding, "so a race of gifted men might be obtained", it was held. But Johannsen showed, with the utmost clarity, and a finality that has not been successfully challenged, that a race of superior beans was not to be bred that way. The only certain guaranty of the worth of a bean for the breeding of a superior race was not its own superiority, but the superiority of its progeny. Some superior beans gave superior progeny, but so also did some inferior beans. Precisely similar results were obtained in the long-continued experiment at the Maine Agricultural Experiment Station in selecting hens for high egg production. For more than ten years only the highest layers were used as breeders. But a superior race was not produced. On the contrary the average production of the flock steadily declined during the period. Taking the same stock at the end of the period however, and intelligently using the progeny test as the basis of perpetuation of breeding lines, it was possible to raise the level of flock production to a high position and hold it there. Castle's last interpretation of his extensive experiments in the selection of hooded rats was in the direction of a genotypic rather than a phaenotypic basis for the results. In a presidential address before the American Society of Naturalists in 1916 I reviewed the literature regarding the actual mode of origination of the superior breeds of domestic animals and plants, and showed that there was no evidence whatever that these breeds had been produced by a method of gradually accumulating small superior somatic variations by continued selection.

There is no necessity of going further at this time into the now ancient history of the selection problem. I wish merely to emphasize that the great founder of the science of eugenics as it exists to-day, did his splendid pioneer work without the benefit of the exact knowledge of the mechanism of inheritance which has accumulated during the least quarter of a century, and which has profoundly altered the philosophy and methodology of every branch of genetics, except certain phases of eugenics.

II.

These last words may shock the eugenists here present, and will certainly be challenged by them. Let me therefore explain, in what is to follow a little more fully what I mean. Eugenics in its present state has two phases, investigations of human inheritance on the one hand and propaganda on the other, just as Galton's work did. What is the

methodology of these present-day investigations? As a result of the development of Mendelism it is, at first glance, quite different from Galton's. Broadly speaking the bulk of eugenic research of the present-day proceeds along the following lines. As extensive pedigrees as possible are collected for human beings, the *propositus* being usually selected because of some interesting somatic characteristic which he bears, such as musical talent, or poverty, or hare-lip, or arthritis deformans, or a bald head. The data recorded in these pedigrees are then subjected to analysis according to one or the other of two methods, the one chosen depending upon the school of eugenics to which the investigator belongs, or, to put it still more bluntly, upon his innate prejudices regarding theoretical biology.

One of these methods of analysis, the statistical or biometrical, seeks to measure the correlations existing in the material between kin of different sorts and degrees, relative to the character under discussion. While enormously developed in its technique, as compared with Galton's, the method differs in no way in principle from his. Its philosophy is precisely the same and has rested serenely unaffected by all the developments of exact genetic knowledge since the rediscovery of Mendel's laws.

The second method of analysis of human pedigrees in present eugenic vogue derives directly from Mendelism. In fact it seeks to describe such pedigrees in terms of simple Mendelian ratios. In some cases it has been in the highest degree successful, in that it has demonstrated beyond reasonable doubt exactly what the mechanism of the inheritance of certain human characters is. Again I shall not review these cases in detail, because they are too well known to this audience. Perhaps the best authenticated and understood examples of simple, or relatively simple, Mendelian inheritance of human characters are sickle-celled anæmia, blood groups, brachydactyly, color-blindness, eye color, and stationary night-blindness. A number of other cases, nearly or quite as well established as these, might be cited. But it is not necessary for my present purpose. These are enough, I think, to establish conclusively the broad fact that in those characters of the human organism where the mechanism of inheritance happens to be simple enough to permit of conclusive elucidation by statistical methods alone, as contrasted with the experimental breeding tests which can be used with lower animals and plants, this mechanism is precisely the same in principle as that which obtains in other animals than man, and in plants.

In other words, all the most critical evidence indicates that man is not different from other forms of life in respect of the mechanism by which his characters are inherited. To have demonstrated this seems to me to be a great biological achievement for a quarter century of work. In this connection I may perhaps be permitted to pay tribute to one of my countrymen, Dr. Charles B. Davenport, whose unremitting and enthusiastic pioneer labors in this particular field have not only established some of the crucial cases I have cited (for example, the mode of inheritance of blue eye color), but have been a great stimulus to research in eugenics all over the world.

If those characters of human beings which are capable of precise genetic analysis are found to follow a simple Mendelian course, when studied by the relatively unsuitable methods alone at our disposal in the case, it is a reasonable inference that the genetically more complex characters behave in an equally lawful manner, which is merely too involved for non-experimental methods of analysis. But critical caution needs always to be exercised here. Eugenics has fallen in some degree into disrepute in recent years because of the ill-advised zeal with which some of its more ardent devotees have assigned such complex and heterogeneous phenomena as poverty, insanity, crime, prostitution, cancer etc., either to the operation of single genes, or to other simple and utterly hypothetical Mendelian mechanisms. But discounting all such stupidity, because in the long run it is certain to have only its just effect upon the progress of human biology, the solid achievements of critically scientific eugenics up to the present time are unquestionably considerable. The chief criticism which can fairly be made is that what is too often overlooked is the enormous difficulty of working out the particular genetic mechanism of any character in an organism which cannot be experimentally bred in the ways necessary to establish conclusively the real situation.

It should be said, however, that much of the work in eugenics which does not attain to the highest standards of experimental genetics, has nevertheless served a useful purpose. It has shown that a wide variety of human characters are in some degree inherited, even though it is not possible to work out as yet the precise mechanism of their inheritance. To know this fact is, in itself, valuable, and prepares the way for more exact studies later. The collection and publication of human pedigrees, relative to all sorts of characters and traits, is useful work, and should by all means be continued, and encouraged.

III.

Let us now turn to the consideration of the applied phase of eugenics, or as it may as well be frankly called, the propaganda side. At first glance it may seem unnecessary or even improper to discuss this aspect of the subject in a purely scientific Genetics Congress. Such a view is not correct, however. As has been pointed out in what has preceded, the propaganda phase has always gone along hand in hand with the purely scientific, from the very beginning of the development of the subject. And in recent years the two phases have largely lost their original disparateness and have become almost inextricably confused, so that the literature of eugenics has largely become a mingled mess of illgrounded and uncritical sociology, economics, anthropology, and politics, full of emotional appeals to class and race prejudices, solemnly put forth as science, and unfortunately accepted as such by the general public. It is this latter fact which imposes an obligation upon the community of scientific geneticists to examine, fairly but critically, the present state of the propaganda phase of eugenics.

No scientific man ever likes to admit that he is engaged in enterprises which savor in the smallest degree of propaganda. When he is so occupied he customarily sets up a defence mechanism, and calls his labors "education", "promoting the public welfare", or by some such noble cognomen. This soothes his own qualms and may fool other people, especially if they are not very penetrating. In order that we may not be fooled I wish now, at the start of this part of the discussion, to quote at some length from the article on Propaganda by the distinguished English zoologist Dr. P. Chalmers Mitchell, published in Volume 32, of the 12th edition of the *Encyclopedia Britannica*. In the most precise, candid, and cold-blooded manner it exposes the true nature of all propaganda, whether the end sought is good or bad, and whether the propagator is of The Great Race, or Rich, or merely an Objectionable-Person-Who-Does-Not-Matter. I believe it to be impossible to controvert successfully what Mitchell says in the following quotation:

"Propaganda, the term applied to a concerted scheme for the promotion of a doctrine or a practice; more generally the effort to influence opinion . . . The objective of a propaganda is to promote the interests of those who contrive it, rather than to benefit those to whom it is addressed; in advertisement to sell an article; in publicity to state a case; in politics to forward a policy; in war to bring victory. This

differentiates it from the diffusion of useful knowledge; the evangel of a mission; publication of the cure of a disease. In such objectives there may be a secondary advantage to the contriver, but to benefit the subjects of the effort is the leading motive. Similarly those engaged in propaganda may genuinely believe that success will be an advantage to those whom they address, but the stimulus to their action is their own cause. The *differentia* of a propaganda is that it is self-seeking, whether the object be worthy or unworthy, intrinsically, or in the minds of its promoters.

"Statements or arguments known to be self-interested tend to raise suspicion. A wide examination of propaganda supplies an empirical argument in justification of such an attitude. Indeed, casuistically considered, indifference to truth is a characteristic of propaganda. Truth is valuable only so far as it is effective. The whole truth would generally be superfluous and almost always misleading; the selections made range from a high percentage to a minus quantity . . . Although truth may thus be irrelevant to the success of a propaganda, it does not follow that those engaged in it are consciously unethical".

Now that we know the anatomy and physiology of propaganda in general we may proceed to the examination of eugenics propaganda in particular. Again I should like to emphasize the fact that the concern of the scientific geneticist in the matter arises from the fact that it is carried out in his name. The public is told that the eugenic pabulum it is fed is the last and considered word from the science of genetics. This being so we have not only the right but the duty to examine carefully what is being said, and to register an objection if it does not, in fact, accord with the present state of knowledge of scientific genetics.

Without going into details, a rather extensive acquaintance with the literature of eugenics leads to the conclusion that the following are the chief doctrines that are being publicly propagated:

1. That all important characters of human beings, physical, mental and moral, are to such an overwhelming degree determined by heredity, in the sense that these characters will be similar in the offspring to what they were in the parents, that any other factors which may be involved in their determination, are relatively unimportant from a racial point of view.

2. That since superior people will thus necessarily have, in the main, superior children, and inferior or defective people will necessarily have inferior or defective children, in the main, the welfare of the race

demands that every possible means should be taken to encourage superior people to have large families, and to force inferior people to have small families, or even better none at all.

3. That some races of people are superior to other races, and that intermixture or even contact of the superior with the inferior should be prevented by exclusive migration laws.

As an explanatory corollary to these theses it should be said that by "superior people", whether individuals, classes, or races, seems always to be meant either:

a. "*My* kind of people", or

b. "People whom *I* happen to like".

Thus we are told that college and university graduates, and particularly professors, are genetically superior people, taken as a class as are also the economically well-to-do. The Italians are proud of themselves, of their history, and of their ancestry, noble in its achievements; but the now existing immigration law of the United States attests that they are an undesirable, and therefore by implication, inferior race.

In this connection one is reminded of the correspondence between Galton and Darwin in 1872 and 1873. Galton had conceived the idea of a Eugenic Register, in which superior people were to be listed, as a sort of genetic aristocracy, and wrote to Darwin to ask him what he thought of the scheme. Darwin was politely lukewarm about it, and said in the course of his reply (More Letters 11, 43): "But the greatest difficulty, I think, would be in deciding who deserved to be on the register. How few are above mediocrity in health, strength, morals and intellect; and how difficult to judge on these latter heads". This somehow brings to mind, when considered in connection with the feverish and frequently successful efforts of some eugenists to influence legislation, that ancient jest which tells of the timorousness of angels about where they shall tread.

Leaving aside all discussion of what might perhaps be called the broad humanitarian aspects of these eugenic theses, as inappropriate to the present occasion and audience, I wish to submit that they are all based upon, and derive their entire meaning from what is now known to be a profound fallacy. This fallacy is that the essence of heredity is comprehended in the statement that "like produces like". The epoch-making achievement of genetics during the last quarter of a century is the complete, comprehensive, and general demonstration that heredity

does not mean that "like produces like". Do two blue Andalusian fowls mated together produce offspring "like" themselves? Do any two individuals heterozygous in respect of any of their characters produce offspring "like" themselves? What man, or class, or race of men, is to be regarded as homozygous in respect of all characters? Has the superlatively important lesson which Johannsen's beans taught the world been so soon forgotten? Or have the eugenists never heard of it? Apparently not. For their public teaching, their legislative enactments, and their moral fervor are plainly based upon a pre-Mendelian genetics, as outworn and useless as the rind of yesterday's melon. With a curious lack of even literary consistency they always begin their books with an explanation of the principles of Mendelian inheritance, and then in succeeding chapters preach social and biological doctrines which not only have no relation to the operation of these principles in the reproduction of *Homo sapiens*, but which also in many cases could not possibly be true if these principles did operate.

I know of no one better qualified at this moment to speak about the science of genetics in relation to human affairs than Professor Thomas Hunt Morgan. This is what he has to say (*Evolution and Genetics*, 1925, pp. 206—207):

"I am inclined to think that there are considerable individual differences in man that are probably strictly genetic, even though I insist that at present there is for this no real scientific evidence of the kind that we are familiar within other animals and in plants. I will even venture to go so far as to suppose that the average of the human race might be improved by eliminating a few of the extreme disorders, however they may have arisen. In fact, this is attempted at present on a somewhat extensive scale by the segregation into asylums of the insane and feeble-minded. I should hesitate to recommend the incarceration of all their relatives if the character is suspected of being recessive, or of their children if a dominant. After all, these segregations are based on humanitarian principles, or for our protection rather than for genetic reasons. How long and how extensively this casual isolation of adults would have to go to produce any considerable decrease in defectives, no informed person would, I should think, be willing to state.

"Least of all should we feel any assurance in deciding genetic superiority or inferiority as applied to whole races, by which is meant not races in a biological sense but social or political groups bound together by physical conditions, by religious sentiments, or by political organi-

zations. The latter have their roots in the past and are acquired by each new generation as a result of imitation and training. If it is unjust "to condemn a whole people" meaning thereby a political group, how much more hazardous is it, as some sensational writers have not hesitated to do, to pass judgment as to the relative genetic inferiority or superiority of different races.

"If within each human social group the geneticist finds it impossible to discover, with any reasonable certainty, the genetic basis of behavior, the problems must seem extraordinarily difficult when groups are contrasted with each other where the differences are obviously connected not only with material advantages and disadvantages resulting from location, climate, soil, and mineral wealth, but with traditions, customs, religions, taboos, conventions, and prejudices. A little good will might seem more fitting in treating these complicated questions than the attitude adopted by some of the modern race-propagandists".

IV.

The broad meaning of the principles of Mendelism, as applied to an organism like man, necessarily reproducing bisexually and always heterozygous relative to a large number of his inherited characteristics, is that an enormously wide variety of new and different combinations of genes is always possible, and may be expected to appear in some degree in virtually every mating. Some of these combinations may be good and some may be bad; some may be of the sort that have their somatic expression greatly influenced by the environmental circumstances under which their development takes place, while others will be capable of but slight modification by any environmental influences consistent with the continued life of the individual. In such a genetic situation it is clear that any attempt to predict what the somatic characteristics of the human offspring will be from an examination, however careful, of the somatic characteristics of the parents, or those of the ancestry generally, is doomed to even worse failure than it meets in the simpler cases presented by lower forms, such as fowls or beans. That this is the meaning of modern genetics in the breeding of mankind, has been most lucidly explained to the general reader (and to the eugenicist) by Jennings in his latest book, *Prometheus*, published in the "Today and Tomorrow" series.

Under these circumstances it is plainly desirable to re-examine the old eugenic questions and the data on which they are based, to

see how they stand interpretation by the established principles of modern genetics, in place of a piece of outworn folklore that never was true. To such treatment of one broad eugenic problem I propose to devote the remainder of this paper. In the time available I can present only a part of the results in barest abstract.

To "breed better men" is the slogan of positive eugenics. And it is a good one. Mankind always has, and always will have, need for superior men to be its leaders and guides. The practical question is: How are such men to be produced? The answer of current orthodox eugenics is: By getting the existing superior people to breed more and the inferior people to breed less, on the ground that superior persons will have superior offspring. But, as we have seen, the exact science of genetics does not uphold this doctrine. We must then examine the question *de novo*. There is, unfortunately, but one way by which such an investigation may be made, if the inquiry is to be strictly specific to man. That is to find out what kind of people have, in the past history of the world, actually produced superior offspring.

It seems at first sight that just this is what Galton and Havelock Ellis did in their studies of genius. And in some sense this is so. But there is a different distribution of emphasis in the question here put, and furthermore I believe that certain important points of principle were in some degree overlooked in the earlier studies.

In preface to the account of my own investigations I wish to emphasize that there is a difference of great biological as well as social importance between human superiority and human distinction. Of the distinguished men living to-day, and at any time in the past, many are superior but some are not. Those who are not owe their distinction to the position which they happen for a time to occupy in the human social organization. It would be improper to mention the names of living persons by way of illustration. But it is not necessary. I only ask that one think over the persons who happen at this moment to occupy the positions of the highest distinction and power in the conduct of human affairs and decide whether all of them are persons of real innate superiority; or whether some owe their position either to a political or other accident, or to the power of intrigue or money, or to the fact that the position they hold is itself inheritable, in the sense that it may be and often is passed on to members of the family or to friends. Suppose that we had showrings for human beings as we do for cattle, and adequate methods of judging human qualities. Would all of the

persons of the greatest public distinction to-day carry away blue ribbons for personal superiority in either physical, mental, moral, or æsthetic qualities, in free and open competition?

This consideration means that in investigating the breeding of superior men we must classify our material in such a way as to keep as clearly marked as possible the difference between superiority and distinction.

Another point of great importance in any such investigation is to have objective rather than subjective criteria, so far as possible, for both distinction and superiority. The old war-cry "like produces like" is responsible for a dreadful lot of unconscious bias in such matters. Nearly everybody feels emotionally that a great man ought to have had personally distinguished or superior parents. So nearly all biographers, whether of the auto- or hetero-variety, do their best to show that this was so. If an observable tendency in Shakespearean commentary in England continues at its present pace much longer I judge it will ultimately appear that Shakespeare's father was an even greater man than he was! As a matter of fact the father was the greengrocer and butcher of the town, doubtless an amiable and useful citizen, but after all probably not greatly different from greengrocers and butchers in general.

During the past year, at a considerable expenditure of time and labor, I have made out a card for every person to whose biography one whole page or more of space is given in the 11th edition of the *Encyclopedia Britannica*. This means the current edition, without the supplementary volumes which constitute, with the 11th, the 12th and 13th editions of this standard work. The criterion of one whole page of space, as a minimum requirement for inclusion in the list, makes a severe selection. It includes, with a few exceptions, only the most distinguished persons of whom there is historical record, and it includes substantially all of these. The criterion of selection is so high that in many fields of human endeavour the effect of the national origin of the source used is annulled. Only persons of world-wide distinction get a whole page or more of space. If one had used a similar relative space criterion in a German, or French, or Italian encyclopedia or biographical dictionary of world scope, the resulting list would have been substantially identical with the present one, except in certain fields.

On each card were recorded, among other things, the following items of information:

1. The name and date of birth of the person.
2. The field of his effort, or reason for distinction.
3. The length of the article devoted to him, measured in millimetres. (The Handy Volume edition was used, and all the measurements pertain to it.)
4. Whether or not a separate article was to be found in the *Encyclopedia Britannica* regarding either of the parents, and if so its length in millimetres.
5. Whether there was to be found anywhere else in the *Encyclopedia Britannica* any evidence that the parents were distinguished or superior persons, in their own right.

This list of information recorded exposes, in some part, the underlying plan and philosophy of the investigation. We start with a list of the most distinguished persons of whom there is record. We then ask whether their parents were of sufficient distinction to get a biographical notice of any length whatever in the *Encyclopedia Britannica*. This is a strictly objective criterion. If a man's father has a separate biographical notice that man may rightly be said to have had at least one distinguished parent. And it must not be supposed that the parental criterion is too severe. The *Encyclopedia Britannica* contains well over 25 000 biological notices of one sort or another, according to my estimate. Many of the short notices pertain to persons whose claim to distinction was certainly not great, in fact often very slight indeed. But I have not stopped here. Instead careful search has been made through the biographies of the distinguished men themselves, and if any statement could anywhere be found indicating that the parents of these men were in any particular distinguished or superior, beyond the one respect of being kin to a great man, this evidence has been set down to the credit of the relative.

After being filled out the cards were classified into three main groups, as follows, for reasons which will be apparent:

1. Rulers, including monarchs, presidents, popes, etc., being persons whose distinction in every case derives in some part from the position held, and in many cases entirely so.
2. Statesmen, including politicians, diplomats, reformers, etc., being persons whose distinction in most cases rested in some degree upon their position and the circumstances of their times.

3. Others, being persons whose distinction is almost wholly attributable to their own personal superiority.

Before beginning the brief exposition of the results which is alone possible here I wish to say that I realize as keenly as anyone that their acceptance must finally depend upon a prior critical discussion of the limitations of the material, its peculiarities, and the methods which have been used in classifying and otherwise handling it. But to present such a discussion would require many times the hour which is available for this paper. I can only say that all the details of the investigation will be fully set forth in its final extended publication. They can then be intelligently criticised, and such criticism will be welcome, for my object is not to propagate a doctrine, but simply to find out as much as possible about how great men have in fact been produced during the world's history. There is just one point that I should like to emphasize during the reading of the paper. It is that the very high standard for admission to the list is a great advantage in one respect. Men of such outstanding eminence have been the subject of much discussion and biographical inquiry. On the whole more information is recorded about their ancestors and other kin than is the case for lesser personages. We are, in short, employing here the most comprehensive and the most trustworthy part of human biographical material, taking the data as a whole.

The number of persons falling in different categories of the list according to the detailed classification adopted is shown in Table I (siehe S. 276).

It is of interest to note how closely the total number in this table agrees with Cattell's (*Pop. Sci. Mo.*, 62, 359, 1903) list of the 1000 most eminent persons who have ever lived, although his list was chosen in a different way. In the main they are the same persons.

The fame of the 588 persons in the last class (III) rests almost wholly upon their own personal superiority in one direction or another. No accident of position or political influence can make anybody one of the 66 greatest artists the world has known, for example, nor can such things make a great poet or philosopher. The same thing is in some part, but to a statistically much smaller extent, true of the persons falling in the first two main classes.

The figures in the last column, showing the dates (A. D.) before which one half of the persons composing each group were born, present a number of points of interest, but time is lacking to discuss them here.

Table I — Data regarding the Most Distinguished Persons in the World's History

Class and sub-class	Number of persons in each sub-class	The median date of birth of the persons in each sub-class, given in years A.D.
I. Rulers	153	1589 \pm 39
II. Statesmen:		
1. Statesmen <i>sensu stricto</i> . . .	118	1747 \pm 34
2. Office holders	44	1601 \pm 30
3. Military and naval	46	1684 \pm 67
4. Politicians, reformers, agitators, etc.	51	1712 \pm 50
5. Diplomats	11	1791 \pm 24
III. Others:		
1. Artists	66	1600 \pm 16
2. Musicians	22	1789 \pm 15
3. Poets	85	1585 \pm 74
4. Dramatists	30	1593 \pm 89
5. Novelists	28	1804 \pm 10
6. Other men of letters	61	1684 \pm 55
7. Philosophers	63	1656 \pm 96
8. Scientific men, mathematical and physical	42	1745 \pm 78
9. Scientific men, biological and medical	24	1775 \pm 61
10. Historians	29	1338 \pm 130
11. Economists and publicists .	15	1772 \pm 12
12. Divines, saints, founders of religions, etc.	37	1586 \pm 116
13. Theologians	23	1033 \pm 127
14. Explorers and travellers .	17	1643 \pm 94
15. Scholars	17	1540 \pm 108
16. Miscellaneous	29	1552 \pm 131
Total	1011	— — —

It will be possible to consider in any detail only a small fraction of the data. I have chosen to treat here briefly three sub-classes in the main class III, namely the philosophers (7), the poets (3), and the scientific men (8 and 9). These groups are chosen because there can be no question, I think, about their distinction being based almost wholly upon sheer superiority over their fellow men.

Philosophers

There are 63 philosophers who pass our criterion of great eminence. The average amount of space devoted to each in the Encyclopedia Britannica is 1350.2 ± 128.4 mm. This average is nearly four full pages. It impressively testifies to the fact that they were indeed eminent philosophers. The median date of their births is 1656 ± 96 years A. D.

Regarding their parents the facts are as follows: Those of 15 are either wholly unknown or are unmentioned. This fact indicates that they were certainly not persons of distinction. There are left 48 great philosophers about whose parents there are definite records. What their fathers were is shown in the following tabulation:

Petty political office holders	6
Higher political office holders	5
Merchants and shopkeepers	4
Lawyers	4
Clergymen of small parishes	4
College or university professors	4
Physicians	3
Watchmakers (one of whom was "dissipated, violent tempered and foolish")	2
Weavers	2
Farmers or peasants	2
Of titled family	2
Soldier, "citizen of London", saddler, "illiterate and criminal", manufacturer, clerk, shoemaker, fisher- man, historian, schoolmaster	1 each
Total	48

Of these 48 fathers just two were sufficiently distinguished to leave public record of that fact. One mother was enough of a personage to leave a record for posterity. The average space devoted to these three parents in the Encyclopedia Britannica is 185.3 mm.

Taking the list of fathers as a whole it is perhaps as fair a cross section of men in general as one could expect to attain in a sample of 48. It is mainly composed of mediocre people, with a few superior persons in the lot, and a few badly inferior. But to try to make a case from this list that 48 out of the 63 most eminent philosophers that the world has ever known, were engendered by superior persons would be arrant nonsense. Some of these parents would have been segregated or sterilized if the recommendations of present day eugenical zealots had been in operation. And I estimate that a great many of these fathers would have been urged to curb their reproductive rate in the interest of the "race". As a matter of fact, the particular combinations of genes which made these greatest philosophers, were derived from a wide variety of kinds of human beings. And this is precisely what would be expected, if the established principles of Mendelian inheritance are correctly applied to human reproduction, on the basis of all that we now know.

Let us now turn to the

Poets.

There are 85 poets in the list, one of whom is a woman, Elizabeth Barrett Browning. They receive an average of 1097.6 ± 86.0 mm. of space. Their median birth date is 1857 ± 74 years A.D.

The fathers of 13 are either wholly unknown or there is no record of them. In either case they certainly cannot have been distinguished persons. The 72 remaining fathers of the world's most eminent poets were people of the following sorts:

Of titled family	12
Merchants, tradesmen or shopkeepers	11
Farmers or peasants	8
Clergymen of small parishes	7
Wealthy, but otherwise undistinguished	6
Lawyers	4
Country squires	3
Clerks	3
Petty political office holders	3
Poets	2
Higher political office holders	2
Military commander, inn-keeper, "libertine", musician, priest of idol, money-lender, hostler, broker, uni- versity professor, army surgeon, weaver	1 each
Total	72

Of these 72 fathers there were three only who achieved sufficient distinction to get separate mention in the *Encyclopedia Britannica*. The average length of the articles devoted to them is 159.3 *mm*. Broadly speaking the case for the parentage of poets is like that for philosophers. These fathers are most certainly not a homogeneous lot of superior, "eugenically desirable" people, as the doctrine of the propagandists would have it.

The chief differences between the poets and the philosophers in respect of parentage seems to be that there is somewhat more wealth back of the poets, and that more of them came from titled families. Just such differences might perhaps have been expected. They suggest the possibility that certain kinds of favourable environmental influences may help in the production of great poets.

We may now turn to the examination of one more, and final, group of superior people, the

Scientific Men.

Taking the group as a whole, and not distinguishing between the physical and the biological sciences, the number of those who surpass our criterion of distinction is 66. Of these 42 cultivated mathematical or physical sciences, and 24 biological or medical. The average amount of space devoted to the former is 735.2 ± 64.0 *mm*., and to the latter 698.5 ± 58.5 *mm*. The median birth date of the persons in the mathematico-physical group is 1745 ± 78 years A.D., while that for the biological group is 1775 ± 61 years A.D.

There is no mention of any sort of the fathers of 15 of the scientific men. They therefore could scarcely have been distinguished persons. The remaining 51 were distributed as follows:

Farmers or peasants	9
Clergymen of small parishes	6
Of titled family	5
Lawyers	4
Tradesmen and shopkeepers	3
Physicians	2
Country squires	2
Petty political office holders	2
Blacksmiths	2
Army officers	2
Total	37

	Translation	37
Weavers and cloth dressers		2
Schoolmasters		2
Astronomers		2
Oboe player, poet, university professor, soldier of fortune, higher political office holder, naval engineer, tanner, scientist		1 each
	Total	51

In this group of 51 fathers 4 only achieved sufficient distinction to be noticed in their own right in the *Encyclopedia Britannica*, either by separate articles or in the course of their son's article. The other 47 were, so far as the evidence goes, just mediocre people, or in some cases definitely inferior. One was said to be distinguished as a lute player. It again appears that the world's greatest men of science derived genetically from what can only be regarded as a heterogeneous lot of people, some good, some bad, and some indifferent, so far as their own personal somatic qualities are concerned. Phaenotypically this group of parents of great scientific men was not particularly different from parents in general, so far as the evidence indicates, but genotypically they made some wonderful combinations.

V.

What is the meaning of these facts? Taking the most distinguished philosophers, poets, and scientific men the world has ever known, 214 of them in all, we find that only 10 of them were born of parents of whom there is any definitely recorded, objective evidence of either distinction or superiority. In short, 95 percent of these greatest men were produced by people who were, in their own right, phaenotypically mediocre or inferior. When it is found that phaenotypically ordinary people have produced 19 times as many of the greatest human beings ever known as have people in some degree phaenotypically distinguished, it is well to pause and reconsider the whole corpus of eugenic dogma.

These results, it must be remembered, are objectively much the same as Galton's. The difference is chiefly in the interpretation. He found in his investigation of English judges (*Hereditary Genius*, 2nd edit., p. 55), that each 100 eminent judges had only 9.1 fathers of any degree of eminence whatever and his criterion of eminence among the kinsfolk of great men was objectively a rather low one. This means

that 90 of each 100 of these highly eminent judges were produced by entirely mediocre people. In other words, nine times as many distinguished men were produced by mediocre people as were produced by eminent people, on a low criterion of parental eminence. Contrast such a result as this with the operations of a modern plant breeder, who produces stable superior races by the application of established genetic principles.

The contention of the eugenicists, and I refer now to the real intellectual leaders in this field and not to the mere uplifters, has always been that since the 5 to 10 percent of somewhat distinguished parents of highly distinguished persons, absolutely small as they are in number represent proportionately a far higher incidence of distinction than occurs in the whole population taken at random, it follows that if it were possible to breed only from distinguished or superior persons, the general average level of the population would be bound to be raised. From the standpoint solely of pure logic and statistics this argument is unassailable. But there are two things to be said about it. The first is that the argument may not be true biologically. We have already seen that modern exact genetics does not properly uphold it. Furthermore one of the biological postulates on which it rests has certainly never been proved to be true. It is implicitly assumed in the argument that the distinguished sons of the 5 to 10 percent of distinguished fathers were distinguished primarily because of their inheritance from their parents. It has yet to be proved that this is so. There is a possibility, to put it no more strongly, that to be brought up in the atmosphere and circumstances which surround a highly superior and distinguished man effectively helps a son to make a career of distinction and achieve a position of eminence. There is an intellectual or artistic tradition, acting on him from his earliest days. The extent to which these environmental factors play a part in determining that 5 to 10 percent of very distinguished children have been born of somewhat distinguished parents has yet to be measured.

The second point I wish to make is that if the statistical eugenic argument first advanced by Galton, and developed so extensively by Pearson, were completely true biologically, the desirability of a social practice based consistently and rigorously upon it, if it could actually be carried out, would seem to be questionable. Let it be supposed, to take a concrete example, that a statistical eugenicist had rigidly controlled the breeding of mankind during the last 2000 to 3000 years,

and had permitted only phaenotypically superior people to have children. For the sake of the argument let us grant that the average of the race would be higher intellectually than it now is. But, on the record, something of the order of 95 percent of the greatest philosophers, poets and scientific men that have actually appeared during the history of our race would never have been born, because the people who were in fact their parents would not have been allowed to breed under such a regime. This seems a dear price to pay for a slow raising of the "average of the race", even if we could be quite sure biologically that this rise would actually have occurred. And, as has been pointed out in detail in the earlier part of this paper, modern scientific genetics offers no guarantee that the average would have risen.

VI.

To summarize: The status of eugenics at the moment seems to me to be that critical studies of human inheritance have, in the first place, firmly established the fact that certain human characteristics are inherited strictly in accordance with those genetical laws which have been found to govern inheritance in lower animals and in plants; and in the second place, have made it probable that other and more complex human characters also follow established genetic principles. On the basis of what is now known of genetics, both for human beings and other forms of life, it is to be expected that a wide variety of new and different combinations of genes may occur in virtually every mating of human beings, some of which combinations may be good, some bad, and some indifferent. Certainly modern genetics gives no support to the view that the somatic characteristics of the offspring can be accurately predicted from a knowledge only of the somatic characters of the parents. In preaching as they do, that "like produces like", and that therefore superior people will have superior children, and inferior people inferior children, the orthodox eugenists are going contrary to the best established facts of genetical science, and are, in the long run, doing their cause harm. A new *ad hoc* investigation of the breeding of great men shows that the facts are in full accord with the expectation from established genetic principles.

Les Hormones sexuelles et l'Hérédité mendélienne chez les Gallinacés

A. Pézard †

Sous-Directeur de la Station Physiologique
au Collège de France, Paris

(Avec 14 figures dans le texte et planche IV en couleurs)

Nachruf

Der im folgenden zum Abdruck kommende Vortrag Albert Pézards sollte leider seine letzte Arbeit werden. Am 20. November 1927 ist Professor Pézard plötzlich in Paris gestorben. Für die französische Wissenschaft bedeutet sein früher Tod einen schweren Verlust. Er war der rührigsten einer, die auf dem Gebiete der Sexualitätsforschung in Frankreich tätig sind. Seine langjährigen und erfolgreichen Untersuchungen über die innersekretorischen Funktionen der Geschlechtsdrüsen bei Hühnern veranlaßten die Kongreßleitung, ihn zu bitten, in einer der allgemeinen Sitzungen einen zusammenfassenden Vortrag über dieses Grenzgebiet zwischen Genetik und Physiologie zu halten, und es war uns eine große Freude, daß Professor Pézard sich gleich gern zur Übernahme des Referates bereit erklärte. Wir alle, die seine temperamentvollen Ausführungen beim Kongreß gehört haben, wußten, daß wir einen Forscher vor uns hatten, der ganz in seiner Arbeit lebte, und niemand von uns ahnte, daß der erst Zweiundfünfzigjährige bereits am Ende seines Schaffens stehen sollte. Das Arbeitsfeld, das er sich erwählt hatte, die Sexualhormone, ist ein noch junges Forschungsgebiet, auf dem noch zahlreiche Probleme der Lösung harren, und wir hatten gehofft, noch manchen wertvollen Beitrag Pézards dazu erwarten zu dürfen. Möge das Werk, das Pézard unvollendet hinterlassen hat, von seinen Schülern in einer des Lehrers würdigen Weise fortgeführt werden. Das bedeutet die beste Ehrung für den Forscher.

Der Herausgeber.

La question qui fait l'objet du présent rapport occupe une situation excentrique dans la Génétique contemporaine. Elle ne s'est imposée que récemment à l'attention des Biologistes et, comme l'a fait remarquer mon éminent Collègue Mr. le Professeur R. Goldschmidt, elle constitue comme le terrain frontière de la Génétique et de la Physiologie. Qu'il nous soit permis de faire ici une remarque. Lorsqu'une science est bien en possession de ses méthodes, de ses doctrines et de son corps de résultats, l'intérêt, bien souvent, se porte à la périphérie, c'est au



Fig. 1. Coq adulte, de race *Leghorn doré*

contact des sciences voisines que jaillissent vraiment les idées nouvelles et les disciplines fructueuses. A ce titre nous pensons faire œuvre opportune en traçant le bilan rapide des relations qui existent entre les théories de la Génétique et les Hormones sexuelles, telles qu'elles découlent de nos propres expériences sur les Gallinacés.

Sous le nom d'Hormones sexuelles nous désignons les substances que les glandes génitales déversent dans le sang et qui exercent sur le porteur une action physiologique ou morphogène. Cette notion a été dissociée par notre maître E. Gley. Il réserve le nom d'Hormones, créé par Starling, aux substances qui gouvernent les fonctions physiologiques. Quant aux agents morphogénétiques, il les désigne sous le nom d'Harmozones. Il est vrai que les produits endocriniens intro-

duits dans le sang par l'ovaire et le testicule sont à la fois l'une et l'autre.

Que les recherches sur les Hormones sexuelles aient trouvé un objet de choix dans le groupe des Gallinacés, rien de plus évident. Ici, on peut dire que la sexualité secondaire se développe avec une richesse incomparable. Appendices céphaliques, plumage, pigmentation, ergots, comportement, tout porte l'empreinte sexuelle et nulle part les transformations ne sont plus éclatantes, plus étendues et plus précises (fig. 1



Fig. 2. Poule adulte, de race *Dorking argenté*

et 2). Mais de plus, il se trouve que les Gallinacés, présentent de nombreuses races qui, également, ont apporté aux théoriciens de l'hérédité et notamment à l'Ecole mendélienne, une aide précieuse. La dominance normale (Bateson, Punnett), l'absence de dominance (Lipepincott), la mutation infixable (Davenport), l'hérédité sexlinked (Morgan et Goodale), autant de modalités qui ont surgi à la suite d'études patientes faites sur les volailles. Or, il se trouve justement que ces modalités sont relatives souvent à des caractères gouvernés par les Hormones sexuelles, d'autre part que les caractères raciaux (Crête, plumage) sont également des caractères hormonaux. Rien de plus naturel que les hormones, qui interviennent dans le développement de ces caractères, puissent éventuellement jouer un rôle dans leur trans-

mission. En tout cas si ce rôle existe, comme nous le pensons, il doit surgir ici avec le maximum de clarté et de précision.

*

L'apport des Hormones à la Génétique présente deux aspects, l'un indirect, d'ordre purement physiologique, l'autre direct, d'ordre morphogène.

I. — Hormones et Physiologie du sexe

Rappelons ici que les Hormones sexuelles exercent sur l'individu un rôle physiologique tel, qu'on doit les considérer comme d'importants agents dans le réglage de la nutrition.

L'intensité respiratoire, mesurée par l'excrétion de CO_2 , la ration alimentaire, la fonction glycogénique des muscles, la fixation et l'utilisation des graisses, l'élaboration des lipides phosphorés, l'activité musculaire, l'énergie nerveuse motrice même, autant de fonctions qui sont soumises au contrôle des Hormones sexuelles. La réalité de cette action se trouve mise en lumière par les expériences récentes des physiologistes, relatives aux conséquences de la castration et au rôle récupérateur des greffes glandulaires. De leurs travaux, il semble bien résulter que la privation des glandes sexuelles conduit le sujet à un état physiologique neutre, dans lequel toutes les fonctions se trouvent diminuées, suivant un rapport déterminé, sauf l'accumulation des graisses banales.

Si cet ensemble de recherches retentit d'une façon indirecte sur la science des Généticiens, c'est qu'il arbitre définitivement, semble-t-il, un conflit latent entre deux Ecoles de tendances différentes. Comme on le sait, beaucoup de généticiens, à la suite des auteurs américains, n'ont pas hésité à traiter la sexualité comme un caractère autonome et à relier son déterminisme à un gène mendélien, plus exactement à une différence chromosomique (Coq = XY. Poule XX), bref, à insérer tout le sexe dans la théorie factorielle de l'hérédité.

Cette hypothèse, très hardie, n'a pas manqué de susciter des critiques. En France notamment, un esprit prudent, E. Rabaud, s'est élevé naguère contre cette manière de voir, qu'il considère comme un peu simpliste¹⁾:

“Le sexe si l'on peut dire, imprègne l'individu. Ce ne sont pas “seulement quelques particularités plus ou moins visibles qui distin-

¹⁾ E Rabaud, L'Hérédité. A. Colin, 1921, p. 118.

“guent un mâle d'une femelle, c'est l'ensemble des dispositions morphologiques et des fonctionnements. La nutrition générale de l'un diffère sensiblement de celle de l'autre, ainsi que le montrent de nombreuses recherches... Du reste, pour quiconque observe une espèce déterminée, tout trahit rapidement le sexe. Il n'y a pas un mouvement, il n'y a pas une forme, il n'y a pas un organe, pas un tissu qui ne soit d'un sexe, tant au point de vue anatomique qu'au point de vue physiologique...”

“Sans doute, suivant la théorie factorielle, un seul facteur peut tenir sous son influence plusieurs caractères, on pourrait donc affirmer que le facteur sexuel modifie à lui seul la nutrition générale de l'individu. Cette affirmation demanderait une justification... Qu'est donc ce facteur? Certes, un changement quelconque de l'une des substances plastiques qui constituent la substance vivante d'un organisme suffit pour modifier la nutrition générale; on ne peut néanmoins établir aucune parité entre le changement qui entraîne une différence de pigmentation de la peau ou des yeux, une différence dans la forme d'un organe quelconque et celui qui entraîne une différence sexuelle.”

Telle est la critique formulée par E. Rabaud à la conception factorielle de la sexualité. Critique judicieuse, qui devait d'être formulée, mais à laquelle ont répondu les expériences de ces dernières années. Le fait que les Hormones sexuelles agissent sur les différentes fonctions de nutrition se trouve favorable à la conception factorielle: rien n'interdit de placer sur un gène déterminé la cause déterminante de la sexualité, quelles que soient les répercussions étendues de cette fonction.

A vrai dire, la Physiologie transfère immédiatement le problème et nous conduit à un nouveau conflit, lequel, semble-t-il, est loin d'être résolu. Il porte sur le conditionnement histologique de la sexualité secondaire, et retentit éventuellement sur la localisation éventuelle de ses gènes déterminateurs. Dans une série de travaux classiques. Bouin et Ancel ainsi que plusieurs auteurs récents, notamment Steinach et Sand, ont cru avoir démontré que la sexualité secondaire mâle relève d'un tissu spécial, d'origine conjonctive, tissu que l'on trouve entre les canaux séminifères du testicule et auquel on donne le nom de tissu interstitiel. Dans l'ovaire, il y aurait de même un tissu interstitiel; mais ici le corps jaune et la folliculine chez les Mammifères joueraient également un rôle. En nous bornant à la sexualité secondaire mâle, nous voyons que la thèse de Bouin et Ancel ramène en définitive la genèse de cette sexualité à la genèse de certains éléments conjonctifs.

Mais la thèse de Bouin et Ancel n'est pas universellement admise. Beaucoup d'auteurs avec nous ont élevé des critiques: critiques de principe ou critiques de fait, notamment H. de Winiwarter, Champy, Watson, Stieve, Retterer, Bolognesi, Firket, Pearl etc... etc... Pour nous, le tissu séminal ne doit pas être éliminé en tant qu'agent ou producteur d'Hormones, et même il constituerait vraiment le tissu directeur de la fonction endocrine testiculaire. Dans le premier cas, la Génétique se trouve en présence de deux problèmes liés entre



Fig. 3. Chapon de race *Ardennaise argentée* Plumage et ergots du Coq

eux: le déterminisme du sexe et la genèse du tissu interstitiel. Par contre, avec notre manière de voir, le problème de la sexualité secondaire se confond en dernière analyse avec le déterminisme du sexe; la sexualité retrouve son unité génétique. Au fond, c'est dans cet aiguillage causal que réside vraiment l'intérêt du conflit entre partisans et adversaires de la doctrine de l'interstitielle.

II. — Harmozones et Morphogenèse sexuelle

Ici encore, et d'une façon plus frappante peut-être, la physiologie a projeté un jour nouveau sur le contenu génétique de l'œuf et aug-

mente grandement le champ des potentialités évolutives. Tel est le point que nous allons maintenant développer, en sériant les divers problèmes qui se sont successivement présentés à nous. Rappelons tout d'abord les faits cruciaux.

1. — Faits généraux

Il est actuellement démontré que la castration du Coq laisse intacts les caractères spéciaux du plumage adulte (forme et pigmentation) et



Fig. 4. Poule ovariectomisée. Plumage et ergots du Coq

n'affecte pas la croissance des ergots (fig. 3); d'autre part, que l'ovariectomie entraîne, chez la Poule, l'apparition du plumage mâle et le développement des ergots (fig. 4). Le plumage du mâle et les ergots doivent donc être considérés comme des caractères neutres; par contre, le plumage femelle et l'arrêt des ergots constituent des caractères à déterminisme hormono-ovarien.

Cette conclusion se trouve renforcée par le fait que la greffe d'ovaire entraîne, chez le chapon, sous condition de seuil, le développement

du plumage femelle et l'arrêt des ergots (fig. 5). Traduites en langage mendélien, ces idées expriment que les caractères de l'un des sexes existent dans l'autre, à l'état potentiel et que la dominance est réglée par un mécanisme hormonique. Plus précisément, plumage mâle et plumage femelle d'une part, présence et absence d'ergots d'autre part se comportent comme des couples allélomorphes, réglés par l'hormone ovarienne¹).

D'une façon plus générale, la présente manière de voir se trouve intimement liée à la théorie de la forme neutre. Cette théorie s'est



Fig. 5. Coq *Leghorn doré*, féminisé par castration complète et greffe d'ovaire

introduite peu à peu dans la Biologie, par degrés successifs. Issue de considérations tirées de l'embryologie et de la zoologie, elle n'a vraiment pris son essor et acquis l'objectivité désirable qu'à la suite des expériences auxquelles se sont livrés les biologistes de la sexualité.

a) expériences de castration,

¹ Dans le cas spécial de la race Sebright, cette formule doit être modifiée. Chez le Coq comme chez la Poule, le plumage neutre possède ici les caractéristiques morphologiques du plumage des Coqs ordinaires. Le plumage de la Poule devient dominant en présence de l'hormone ovarienne; mais aussi bien, la même dominance apparaît en présence de l'hormone testiculaire qui développe, chez le Coq Sebright, le plumage de Poule (Morgan) véritable mutation endocrinienne, selon Pézard et Caridroit.

- b) expériences de greffe reconstitutive et recherche des seuils,
- c) expériences relatives à l'inversion sexuelle,
- d) expérience concernant l'hermaphrodisme expérimental.

De toutes ces expériences et mis à part les phénomènes d'inertie tissulaire, il résulte que le soma se montre "équipotentiel", c'est-à-dire apte à réagir dans un sens ou dans l'autre suivant l'hormone introduite. Elles nous conduisent à une théorie épiphénoménale de la sexualité secondaire morphologique et physiologique.

Cela posé, on peut admettre que les caractères de la forme neutre sont normalement transmis dans l'un et l'autre sexe, et par ces caractères, nous entendons à la fois les attributs morphologiques N de cette forme, et les aptitudes réactionnelles ou potentialités évolutives ΣP . Le développement sexuel secondaire définitif s'effectue sous l'action, positive ou négative, de l'Hormone introduite: H_m ou H_f ; d'où l'équation génétique fondamentale:

$$\begin{array}{lcl} N + \Sigma P & \succ + H_m & = M \\ & \succ + H_f & = F \end{array}$$

2. — Le Problème du Gynandromorphisme

Notre équation fondamentale n'a pas été acceptée d'emblée par les généticiens. Contre elle ils alléguaient le gynandromorphisme, observé chez certains sujets, rares il est vrai, mais certains: gynandromorphisme en mosaïque (mélange irrégulier de zones mâles et de zones femelles dans le plumage); gynandromorphisme biparti (plumage mâle d'un côté, plumage femelle de l'autre). A la lueur des idées nouvelles, ces cas prenaient une allure quelque peu mystérieuse. Si vraiment, comme le montre l'expérimentation, la sexualité secondaire relève des Hormones véhiculées par le sang, on ne s'explique pas que deux régions voisines, baignant dans le même milieu intérieur, puissent présenter deux sexualités différentes. Même des esprits particulièrement scrupuleux n'hésitaient pas à pousser jusqu'à ses extrêmes limites, la signification apparente du gynandromorphisme. Que de fois n'a-t-on pas écrit que le gynandromorphisme pouvait, à lui seul, fournir la base d'une théorie génétique causale. Sans doute, c'était mettre la charrue avant les bœufs, car les auteurs qui répudiaient une éventuelle conciliation ignoraient le mécanisme précis de l'action hormonique. Il y avait dans leur opinion, un véritable retournement de la logique; les contempteurs de la théorie des Hormones visaient à subordonner les résultats expérimentaux à des observations exceptionnelles, portant

sur des sujets anormaux, non suivis, et relevant de l'anatomo-pathologie. A leurs yeux le connu (action des Hormones) devait céder le pas à l'inconnu (gynandromorphisme). Confusion grave, qui ne pouvait subsister sans dommage pour la Physiologie ou la Génétique.

Implicitement, les auteurs se ralliaient aux théories cytologiques en vogue chez les Insectes ou d'ailleurs, la présence des Hormones sexuelles n'a pas été démontrée. S'agit-il par exemple, d'interpréter la genèse des gynandromorphes chez des *Drosophiles*? — T. H. Morgan admet que, lors d'une division précoce ou tardive, un des chromosomes sexuels indispensables à l'apparition du sexe femelle ne se divise pas et passe tout entier dans une cellule fille. Dès lors, toute région du corps qui dérive du blastomère d'un chromosome sexuel aura la formule cytologique XO et sera mâle, toutes les autres seront femelles. T. H. Morgan constate, au surplus, que dans les régions mâles manquent les caractères liés au chromosome X. — Quant au gynandromorphisme biparti, il apparaît lorsque l'accident cytologique présumé se produit dès la 1^{ière} segmentation de l'œuf; elle entraîne, pour chaque moitié du corps une constitution cytosexuelle spéciale.

Appliquée aux oiseaux, *mutatis mutandis*, cette théorie se heurte instantanément à une objection radicale; la possibilité de l'inversion sexuelle et l'équipotentialité. Envisageons le cas du gynandromorphisme du plumage. Du moment que les différentes régions cutanées peuvent acquérir, en présence de l'Hormone ovarienne, les caractères femelles et, en son absence, les caractères mâles, il importe peu que les chromosomes sexuels soient distribués de telle ou telle façon: il suffit simplement de savoir pourquoi, au moment de la mue, l'Hormone ovarienne a exercé son action en certains endroits et non sur d'autres: simple question de coïncidence entre la répartition des seuils¹⁾ et le fléchissement hormonal de l'ovaire, sénile ou pathologique.

En tout cas, le propre de cette manière de voir est qu'elle donne prise à l'expérimentation véritable. S'il est exact, que le gynandromorphisme doive être considéré comme une potentialité normale de

¹⁾ Nous désignons sous le nom de seuil d'action hormonique, la masse glandulaire nécessaire pour faire apparaître un caractère dépendant. Ainsi, s'il est vrai que la Poule ovariectomisée prend le plumage mâle, il est non moins vrai qu'une masse ovarienne minuscule ne suffit pas à rétablir la féminité du plumage. Celle-ci exige une masse minimale *m.* qui est le seuil. En réalité, chaque région du plumage a son seuil spécial.

toute volaille, on doit pouvoir l'obtenir à volonté, en partant de sujets quelconques, mâles ou femelles, à condition de créer la coïncidence présumée. Les expériences de contrôle, entreprises avec Sand et Caridroit ont exactement répondu à notre attente. Nous rapporterons ici trois cas; le gynandromorphisme biparti par décalage de la mue, le gynandromorphisme en mosaïque par mue au seuil; enfin, le gynandromorphisme biparti fragmentaire par décalage des seuils.



Fig. 6. Poule gynandromorphe bipartite (par ovariectomie et déplumage local)

a) Gynandromorphisme biparti. Chez la Poule, nous l'obtenons en effectuant, à un moment quelconque, une ovariectomie complète; le sujet doit prendre le plumage mâle, mais à la mue suivante. Nous enlevons les plumes sur l'une des moitiés du corps: les plumes qui repoussent possèdent les caractères mâles, forme et pigmentation, et durant le temps qui sépare l'opération de la mue suivante le sujet réalise la disposition bipartite (fig. 6). Elle disparaît et fait place à un plumage mâle uniforme après cette mue. — Chez le Coq, nous obtenons

un résultat semblable en faisant intervenir une greffe ovarienne, que le sujet soit castré ou non.

b) Gynandromorphisme en mosaïque. Pour être moins certaine, la réussite n'est pas moins démonstrative. Elle est basée sur le fait bien connu, que des greffons ou des reliquats ovariens présentent du point de vue de leur masse, une continuelle instabilité. Que la masse ovarienne, portée par un sujet, Poule ou Coq greffé franchisse au moment de la mue le seuil du plumage, une partie de la mue va s'effectuer avec seuil suffisant (caractères femelles), le reste sous condition insuffisante (plumage mâle). Même, en raison de la diversité des seuils, nous verrons des plumes mâles et des plumes femelles pousser simultanément en divers points de la peau. Bien entendu, la mue d'uniformisation s'effectuera soit dans le sens masuelin si l'ovaire est décroissant, soit dans le sens féminin si l'ovaire est croissant. Mieux encore, des oscillations autour du seuil nous ont fourni des modifications sexuelles secondaires périodiques très démonstratives: mosaïques étranges et complexes, dont la production n'a aucun rapport avec la constitution cyto-sexuelle.

c) Gynandromorphisme fragmentaire par décalage des seuils. Nous avons pu agir sur la valeur absolue des seuils en effectuant des expériences d'hybridation. Dans le croisement des volailles Faverolles ♂ × Leghorn doré ♀, nous avons obtenu des poules G_1 chez lesquelles l'ovariectomie incomplète entraîne successivement l'apparition d'un plumage mâle (ovaire au-dessous du seuil), puis un nouveau plumage femelle (reste ovarien en développement et franchissant le seuil). Or, au moment précis de la reprise du plumage femelle, nous avons observé, sur le dos des sujets, des plumes bipartites (mâles à l'extrémité, femelles à la base), chez lesquelles la ligne de séparation n'est pas à la même hauteur à droite et à gauche. Suivant une bande de quelques centimètres, la plume est mâle d'un côté et femelle de l'autre. Singulière disposition: elle montre que le seuil d'inversion n'est pas le même pour les deux moitiés et constitue selon nous la forme la plus élémentaire du gynandromorphisme biparti.

De tous ces faits, il résulte nettement que le gynandromorphisme du plumage n'est nullement incompatible avec la théorie des hormones. Même, on doit admettre que la réalisation expérimentale des différents cas, issue de la connaissance précise des actions hormoniques, apporte à notre théorie de la forme neutre et de l'équipotentialité, une vigoureuse confirmation.

3. Les problèmes de l'hérédité

Souvent les progrès de la science font songer à un mouvement de flux et de reflux. L'opposition faite par les généticiens à la théorie hormonique du sexe a suscité de la part des physiologistes une réaction aussi salubre que féconde. Et voici qu'à son tour, la théorie des hormones, forte de son objectivité pénètre directement dans le domaine de l'hérédité mendélienne. La récolte est à peine commencée, mais les premiers résultats semblent pleins de promesse. Nous les exposerons succinctement tels qu'ils résultent des travaux que nous poursuivons sur ce point depuis 1920 avec F. Caridroit. Pour plus de précision, nous raisonnerons sur trois exemples concrets: a) le croisement des moutons *Dorset* \times *Suffolk*, — b) l'hérédité de l'ergot; — c) l'hérédité liée au sexe.

a) Le croisement *Dorset* \times *Suffolk*. Mâles et femelles de la race *Dorset* possèdent des cornes, alors que mâles et femelles de la race *Suffolk* n'en possèdent pas. Si l'on croise les races entre elles, quel que soit le sens du croisement, on obtient une première génération G_1 dans laquelle les mâles sont cornus et les femelles sans cornes.

Croisons ensemble les individus de la génération G_1 . Nous obtenons une génération G_2 dans laquelle il existe 3 mâles cornus pour un mâle sans cornes, et une femelle cornue pour 3 femelles sans cornes.

Cela posé, mettons en regard l'interprétation des généticiens et l'interprétation des physiologistes.

a) Thèse des généticiens. "L'apparition des cornes est conditionnée par la présence de 3 doses du facteur C; 1 ou 2 doses suivant les sexes sont portées par le ou les chromosomes sexuels I, tandis qu'un chromosome ordinaire ou autosome (que nous désignerons par le symbole X) porte soit C, soit son allélomorphe A (absence). Le mâle *Dorset* duplex a donc la formule $I(C) \cdot I(C) \cdot x(C) \cdot x(C)$; il est homozygote et renferme 4 doses de C, ce qui est plus que suffisant pour l'apparition des cornes. La femelle *Suffolk*, simplex, a la formule $I(C) \cdot i \cdot x(A) \cdot x(A)$; elle n'a qu'une dose de C, celle qui accompagne immuablement le chromosome sexuel; elle n'a donc pas de corne.

"Voici le diagramme du croisement des parents et du croisement entre hybrides de la 1^{ière} génération¹⁾.

¹⁾ Le croisement σ^7 *Suffolk* \times φ *Dorset* aboutirait au même résultat. Dans ce cas, il faudrait partir des constitutions chromosomiques suivantes:

Suffolk: $I(C) I(C) x(A) x(A)$; *Dorset*: $I(C) i x(C) x(C)$.

Parents: $\underbrace{I(C) \cdot I(C) \cdot x(C) x(C)}_{\delta \text{ Dorset}} \times \underbrace{I(C) \cdot i x(A) x(A)^{1)}}_{\text{♀ Suffolk}}$

Gamètes des parents ..	$\left\{ \begin{array}{l} I(C) \cdot x(C) \\ I(C) \cdot x(C) \end{array} \right.$:	$\left\{ \begin{array}{l} I(C) \cdot x(A) \\ i \cdot x(A) \end{array} \right.$
Hybrides de la 1 ^{ière} génération .	$\left\{ \begin{array}{l} I(C) I(C) x(C) x(A) + I(C) \cdot i \cdot x(C) \cdot x(A) \\ I(C) x(C) : I(C) x(C) \\ I(C) x(A) : I(C) x(A) \\ : i x(C) \\ : i x(A) \end{array} \right.$		
Gamète des hybrides .	$\left\{ \begin{array}{l} I(C) I(C) x(C) x(C) \dots \delta \text{ cornu homozygote (Dorset)} \\ I(C) I(C) x(C) x(A) \dots \delta \text{ cornu hétérozygote} \\ I(C) i x(C) x(C) \dots \text{♀ cornue homozygote (Dorset)} \\ I(C) i x(C) x(A) \dots \text{♀ sans cornes hétérozygote} \\ I(C) I(C) x(A) x(A) \dots \delta \text{ cornu hétérozygote} \\ I(C) I(C) x(A) x(A) \dots \delta \text{ sans cornes homozygote (Suffolk)} \\ I(C) i x(C) x(A) \dots \text{♀ sans cornes hétérozygote} \\ I(C) i x(A) x(A) \dots \text{♀ sans cornes homozygote (Suffolk)} \end{array} \right.$		
2 ^{ème} génération ...			

On voit clairement que le mâle duplex a toujours deux doses de C sur ses chromosomes sexuels, de sorte qu'il lui suffit d'une dose de C sur un autosome pour avoir des cornes; la femelle simplex n'a jamais qu'une dose de C sur son unique chromosome sexuel et elle n'est cornue que si elle a deux doses sur les autosomes."

Telle est, présentée par L. Cuénot, l'interprétation des généticiens anglais. Comme on le voit, elle accumule hypothèse sur hypothèse et se ramène à un jeu de puzzle.

b) Thèse de Pézard et Caridroit. La génération G_1 est constituée par des sujets hétérozygotes dont la formule génétique simple est DS. Du moment que les mâles sont cornus et les femelles sans cornes, nous sommes incités à penser que l'Hormone testiculaire rend dominant le caractère *Dorset* (présence de cornes) et qu'en l'absence de l'Hormone testiculaire, c'est le caractère *Suffolk* (absence de cornes) qui domine. Hypothèse gratuite, inventée pour les besoins de la Cause? Nullement. Nous savons, d'après les expériences de Marshall, que la castration, chez les Moutons mérinos suspend intégralement la poussée des cornes. Donc, notre proposition possède un fondement

solide. On lui donnerait sa solidité définitive en s'assurant que la poussée des cornes est également suspendue par la castration chez les hybrides G_1 du croisement *Dorset-Suffolk*. Nous n'avons pu faire cette recherche faute de matériel. Le résultat nous en semble certain.

En tout cas, nous n'avons à faire aucune hypothèse pour interpréter la génération G_2 , tant les faits parlent d'eux-mêmes. Les sujets G_1 , hétérozygotes libèrent chacun des gamètes D et S. Les combinaisons gamétiques possibles en G_2 sont

homozygote	hétérozygotes	homozygote
DD	DS SD	SS

S'agit-il de mâles? Les sujets DD, DS, SD sont cornus, en raison de l'action testiculaire qui rend dominant le caractère D; par contre SS est un mâle *Suffolk*, donc sans cornes.

S'agit-il de femelles; DD est une femelle *Dorset* donc cornue, tandis que les femelles DS, SD, et SS sont dépourvues de cornes, l'absence d'hormone testiculaire rendant dominant le caractère S.

Ainsi, l'introduction du réglage hormonal des facteurs substitue à l'inextricable complication, la clarté et l'objectivité. Il n'est plus besoin de recourir à des hypothèses qui, bien souvent, semblent inventées pour les besoins de la cause.

b) L'aspect génétique du problème de l'ergot. Chez le Coq comme chez la Poule, le développement met en place une ébauche sensible, sorte de cicatrice épidermique située à la base des tarses, qui constitue bien le matériel formatif de l'ergot. Celui-ci ne se développe pas chez le Coq si on enlève cette cicatrice; il se développe à l'endroit où on insère la cicatrice quand on la transplante en un autre point. Chez la Poule, nous avons appris que les ergots se développent après ovariectomie. L'hérédité des ergots met donc en cause, chez la femelle deux dispositions conjuguées, une localisation avec son aptitude réactionnelle et le tissu hormonal inhibiteur.

Mais il existe de temps à autre, même dans les élevages les plus sélectionnés, des Poules à ergots. Parfois, le fait coïncide avec la médiocrité de la ponte, mais cela n'est pas général. Que des Poules à ergots puissent être bonnes pondeuses, cela n'a rien de paradoxal. Une légère diminution de la masse ovarienne entraîne selon Caridroit le développement de l'ergot chez la Poule normale; la ponte continue, puisque le reste ovarien peut encore mûrir des centaines de follicules.

A vrai dire, la présence des ergots chez la Poule n'est pas caractéristique d'une race, mais plutôt de certaines familles dans une race.

Souvent on élimine les Poules à ergots comme reproductrices, en raison des rigueurs des standards et des exigences des Concours. Par contre, dans le Nord de la France, les "Coqueux" qui élèvent des Coqs de combat, tiennent en haute estime les Poules éperonnées, supposant, à tort peut-être, qu'elles transmettent à leurs fils une humeur particulièrement belliqueuse. En tout cas, quel que soit le sens de la sélection, on n'arrive jamais, ni à éliminer totalement les Poules à ergots, en partant des Poules normales, ni à obtenir 100 p. 100 de Poules à ergots en partant de reproductrices pourvues de ce caractère. Tout se passe comme dans le mode d'hérédité auquel on a donné le nom de mutation infixable (5^{ième} doigt des volailles, pattes emplumées, etc. . .).

Si nous analysons les conditions de développement, nous voyons qu'il met en cause, non la localisation morphogène puisque les Poules sans ergot la possèdent, mais la propriété hormonique. Or, le jeu de cette propriété est fonction de deux grandeurs mesurables: 1^o la valeur du seuil inhérent à la localisation; 2^o le pouvoir hormonal de l'ovaire. Habituellement, en raison de la valeur infime des seuils, ce pouvoir hormonal est plus que suffisant pour assurer l'effet. Mais il n'en est plus de même dans le cas des ergots où l'ovaire se trouve dans le voisinage du seuil (Caridroit). Ici dans un lot déterminé de Poules, la courbe des seuils et la courbe des pouvoirs hormonaux peuvent se couper, puisqu'elles sont représentées par deux grandeurs fluctuantes proches l'une de l'autre (fig. 7). Les ergots apparaîtront dans la région de la courbe où le seuil dépasse le pouvoir hormonal, l'absence d'ergots se produira dans le cas contraire. Même, la sélection ou la production de lignées aussi pures que possible ne déplaceront pas sensiblement plus la proportion des poules à ergots. Ainsi, selon Caridroit et nous, la mutation infixable serait due ici à l'intersection de deux polygones de fréquence.

Plus généralement, le problème de l'ergot conduit à une intéressante discrimination. Une absence de caractère peut résulter ou bien de la présence d'une Hormone inhibitrice, ou bien de l'absence d'une localisation germinale, ou bien des deux. En précisant les dynamismes possibles, la théorie des hormones a apporté à la génétique une aide précieuse.

c) Hérédité liée au sexe. Sous le nom d'hérédité liée au sexe ou sex linked on désigne le mode de transmission de caractères dont les gènes sont portés par les chromosomes sexuels. Issue des belles expériences de T. H. Morgan sur les *Drosophiles*, de Doncaster sur les papillons du genre *Abroas*, ce mode a été étendu à certains croisements

de volailles à la suite des recherches de Goodale, de Bateson et Punnett, de Morgan et Goodale, ces derniers d'après les résultats du croisement *Plymouth-Rock barré* \times *Langshan noir*. Personnellement, nous l'avons retrouvé dans le croisement *Leghorn doré* \times *Dorking argenté*; *Leghorn doré* \times *Faverolles*. Il surgit également dans le croisement *Hambourg argenté* \times *Hambourg doré*, et sans être général, ce mode de transmission paraît moins exceptionnel qu'on le suppose. Il s'applique surtout aux attributs pigmentaires du plumage, c'est-à-dire à un caractère qui dépend de l'hormone ovarienne.

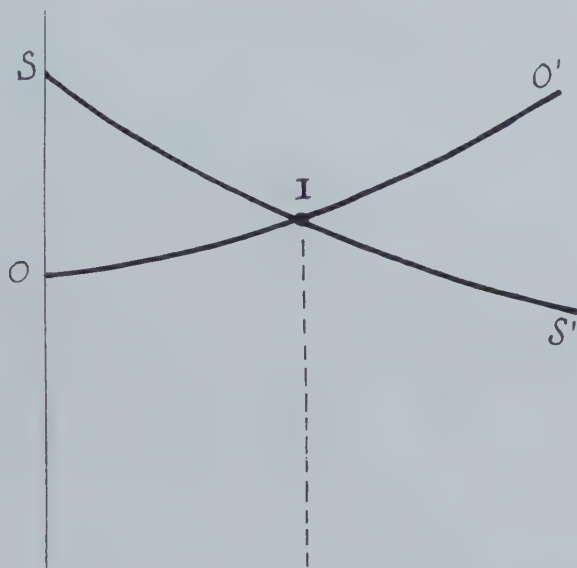


Fig. 7. Schéma explicatif concernant l'hérédité de l'ergot:

SS', courbe présumée des seuils dans un lot déterminé de Poules.

OO', courbe présumée de la masse ovarienne.

A gauche de I, région des Poules à ergots; à droite, Poules sans ergots.

Prenons comme exemple le croisement fondamental décrit par Morgan et Goodale. Désignons par B les *Plymouth-Rock barrés*, par N les *Langshan noirs*.

Parents ♂ BB \times ♀ NN

♂ NN \times ♀ BB

F₁ mâles barrés, Femelles barrées

Mâles barrés, femelles noires

F₂ 2 mâles barrés pour 1 femelle barrée et une femelle noire

1 mâle noir pour un mâle barré, une femelle noire et une femelle barrée

Voici l'interprétation. Considérons que le caractère barré et le caractère noir sont portés par les hétérochromosomes X, le petit hétérochromosome Y ne portant pas ces facteurs. Nous savons que le mâle est duplex (XX) et la femelle simplex (XY). Désignons par B et N les caractères barrés et noirs et représentons par un point le chromosome Y, inerte dans la présente transmission.

Parents ♂ BB × ♀ N.				♂ NN × ♀ B.			
Gamètes des parents	{	B	N	{	N	B	
		B	.				
Hybrides G ₁	{	♂ BN	♀ B.	{	♂ NB	♀ N.	
		barré	barrée				
Gamètes des Hybrides G ₁	{	B	B	{	N	N	
		N	.				
G ₂ ♂ BB ♀ B. ♂ NB ♀ N.				♂ NN ♀ N. ♂ BN ♀ B.			
barré barrée barrée noire				noire noire barré barrée			

En somme les hypothèses introduites rendent suffisamment compte de la répartition des sujets G₂. Tout repose sur la pureté des femelles G₁ opposée au caractère hétérozygote des mâles. Cette pureté aurait pour origine l'absence du chromosome X maternel, lequel porterait les caractères somatiques déficients.

Nous avons retrouvé la même répartition dans les croisements *Leghorn* × *Dorking* et *Faverolles* × *Dorking*, avec cette différence qu'ici, les mâles hétérozygotes G₁ offrent un plumage mélangé, qui explicite le caractère hybride. Ainsi, les Coqs G₁ du croisement ♂ *Leghorn* × ♀ *Dorking*, comme ceux du croisement ♂ *Dorking* × ♀ *Leghorn* possèdent un plumage griséclaboussé de fauve, principalement sur les ailes. Par contre les Poules dans les deux cas, appartiennent à la race paternelle. Autrement dit

♂ <i>Leghorn</i> doré × ♀ <i>Dorking</i>	{	Mâles en mosaïque
		donnent Femelles <i>Leghorn</i>
♂ <i>Dorking</i> × ♀ <i>Leghorn</i> doré	{	Mâles en mosaïque
		donnent Femelles <i>Dorking</i>

Ce croisement est justiciable de l'explication chromosomique relatée plus haut: même distribution des chromosomes et mêmes résultats.

En 1922, au moment où avec Caridroit nous avons publié ces résultats, nous avons fait connaître éventuellement une autre explication. La pureté des femelles G₁ pourrait bien tenir non à l'absence d'un chromosome maternel, mais à une action physiologique et raciale de l'ovaire, lequel exercerait à côté de l'action

inhibitrice bien connue, une action sur certains facteurs d'origine maternelle. Sans doute, l'analyse de la génération G_2 du croisement *Plymouth-Rock* barré \times *Langshan* paraît favorable à la théorie chromosomique, mais nous devons faire remarquer que le matériel de Morgan et Goodale n'est pas très heureux. En France, tout au moins, où la race *Plymouth-Rock* a connu un instant de faveur, nous avons constaté bien souvent que cette race se dissocie et fournit de temps à autre des blancs et des noirs. De ce fait peut résulter une confusion en G_2 où des sujets, considérés comme *Langshan*, peuvent



Fig. 8. Croisement *Leghorn doré* \times *Dorking argenté*. Poule *Leghorn* (hybride *Leghorn* δ \times *Dorking* f). Après masculinisation, conservation du caractère *Leghorn*

résulter de la dissociation du caractère barré. Ainsi, la statistique de G_2 n'a pas la valeur qu'on pourrait être tenté de lui attribuer.

Mais, interrogeons l'expérience, laquelle consiste à faire surgir les caractères potentiels par masculinisation des femelles et féminisation des mâles. Les résultats sont différents suivant le sens du croisement, pour les femelles tout au moins. Les femelles G_1 du croisements δ *Leghorn* \times f *Dorking*, au plumage *Leghorn* ne nous ont jamais donné, par masculinisation que des Coqs *Leghorn* purs (fig. 8). Ici la thèse est favorable à l'interprétation chromosomique de Morgan et Goodale. Par contre les femelles G_1 du croisement δ *Dorking* \times f *Leghorn*, de même que

les femelles G_1 du croisements ♂ *Faverolles* × ♀ *Dorking* ayant les unes et les autres le plumage de la race paternelle (*Dorking* ou *Faverolles*)



Fig. 9. Croisement *Leghorn doré* × *Dorking argenté*. Poule gynandromorphe en mosaïque. Régions brunes sur l'aile



Fig. 10. Croisement *Leghorn doré* × *Dorking argenté*. Poule gynandromorphe en mosaïque. Régions brunes sur l'aile

nous ont fourni des résultats favorables à notre manière de voir. Par ovariectomie subtotale des Poules *Dorking* G_1 ou des poules *Faverolles*

G₁, nous obtenons des volailles à plumage mixte (fig. 9 et 10). Plus précisément, ce plumage mixte apparaît incontestablement lorsque le reste ovarien se trouve au seuil d'inversion. Alors, soit sur les plumes de la gorge, soit dans la région des lancettes, soit sur les rémiges secondaires, on voit apparaître les bandes brunes caractéristiques de la race *Leghorn*. La ligne de séparation raciale n'est pas moins nette que ne l'est dans nos expériences sur l'inversion sexuelle la séparation des bandes mâles et femelles. Même, des oscillations autour du seuil déterminent



Fig. 11. Croisement *Leghorn doré* × *Dorking argenté*. La même poule que fig. 9. Uniformisation raciale en 1927. Le plumage nouveau n'offre plus aucune trace de pigment brun imputable à la mère, *Leghorn dorée*

la formation de bandes alternativement brunes (*Leghorn*) et grises (*Dorking*). Par contre, l'ovariectomie totale entraîne d'emblée la poussée d'un plumage mâle pur, homologue du plumage femelle antécédent, sans changement racial transitionnel. D'autre part, l'augmentation de la masse ovarienne ramène le plumage femelle pur du début (fig. 11 et 12).

Concluons: La diminution de la masse ovarienne chez une Poule apparemment pure, issue des croisements *Dorking* × *Leghorn* ou *Faverolles* × *Leghorn* fait apparaître, dans certaines conditions, des caractères que les généticiens considèrent comme absents, mais auxquels manque, en réalité, la condition de réalisation; il existe des seuils raciaux de même qu'il existe un seuil d'inversion.

Voici, maintenant l'épreuve complémentaire. Elle consiste à féminiser par greffe d'ovaire les Coqs en mosaïque de la génération G_1 . Notre intervention a porté sur les Coqs en mosaïque à dominance *Dorking*: ♂ *Dorking* × ♀ *Leghorn*. Nous constatons que la féminisation nous fournit une Poule à Plumage *Dorking* pur; mais, la diminution fonctionnelle du greffon, en amenant le sujet dans la région des seuils, nous offre une volaille hybride mixte avec réapparition et même renforcement du pigment brun *Leghorn*. Dans la suite, légère atténuation du caractère *Leghorn*. Ici, encore, la contre-épreuve est favorable à notre thèse.



Fig. 12. Croisement *Leghorn doré* × *Dorking argenté*. La même poule que fig. 10. Uniformisation raciale du plumage en 1927. Le plumage nouveau n'offre plus aucune trace de pigment brun imputable à la mère, *Leghorn dorée*

Enfin, avec Caridroit, nous avons, dans des conditions plus claires, repris l'expérience fondamentale de Morgan et Goodale. Pour échapper à la critique citée plus haut et relative à la dissociation des *Plymouth-Rock*, nous avons en 1926, croisé une race barrée, *Coucou des Flandres*, non pas avec des *Langshan*, mais avec la race *Ardennaise dorée*. Les résultats obtenus diffèrent quelque peu de ceux de Morgan et Goodale, attestent le bien fondé de la critique éventuelle.

♂ *Coucou des Flandres* × ♀ *Ardennaise dorée*.

- G₁ { Coqs: Plumage en mosaïque, à dominante barrée. Le cou, la couverture des ailes, les lancettes, sont parsemés de plumes fauves, les unes barrées les autres uniformes, quelques unes bipartites.
Poules: Plumage barré pur (race paternelle).

♂ *Ardennais doré* × *Coucou des Flandres*.

- G₁ { Coqs: Semblables aux précédents. Même mosaïque complexe.
Poules: Plumage ardennais pur (race paternelle).

Bien que l'expérience ne soit pas terminée, nous pouvons signaler deux résultats acquis: 1. la castration des Coqs G₁ laisse intact le plumage en mosaïque, d'où il suit que les gonades mâles n'exercent aucune action sur les caractères raciaux des plumages hybrides. — 2. la féminisation des Coqs G₁ du croisement ♂ *Coucou des Flandres* × ♀ *Ardennaise dorée*. nous fournit des Poules à Plumage gris barré pur, sans qu'aucune trace de pigment brun apparaisse sur le dos, la couverture des ailes. D'où il suit que l'un des attributs raciaux du plumage mâle se trouve éliminé par l'action ovarienne. Cela est de nouveau favorable à notre postulat primitif.

Pour terminer, nous devons signaler une expérience, encore bien confuse sans doute, mais qui appuie également notre manière de voir. En 1924, avec la collaboration de Sand, nous effectuons sur des Coqs hybrides G₁ de notre croisement de base *Leghorn-Dorking*, des expériences de féminisation. A un coq en mosaïque, à caractère *Dorking* quelque peu dominant, nous insérons sous la peau un ovaire de Poule *Dorking*. Nous obtenons après déplumage dorsal, la poussée d'un plumage barré, nettement femelle (fig. 13). La mue de septembre 1924 uniformise notre sujet dans le sens mâle. L'année suivante, pendant que le greffon ovarien s'est résorbé, nous introduisons toujours sous la peau, un testicule de Coq Sebright, à plumage de Poule et nous effectuons un nouveau déplumage, dans la même région. De nouveau, la féminisation se produit, mais elle fait apparaître, cette fois, un plumage gris uniforme. (fig. 14.) Ainsi, sur le même sujet, deux conditions féminisantes successives ont provoqué la formation de deux plumages, femelles quant au sexe, mais différents quant à la race. La complexité de notre expérience ne nous permet pas d'interpréter clairement le résultat. La seconde greffe a-t-elle exercé une action autonome, ou bien a-t-elle agi par l'intermédiaire

d'un reliquat ovarien devenu inefficace; ou bien y a-t-il eu addition des deux actions? Il sera intéressant de le rechercher. Mais le fait



Fig. 13.¹ Croisement *Leghorn doré* × *Dorking argenté*. Première greffe féminisante: apparition, après déplumage dorsal, d'une plage barrée femelle

important réside dans l'ubiquité des caractères raciaux que peut revêtir une région somatique déterminée, sous

des influences hormoniques successives. Cette ubiquité ne cadre pas avec la rigueur de la Génétique actuelle.



Fig.14. Croisement *Leghorn doré* × *Dorking argenté*. Deuxième greffe féminisante chez le même sujet. Apparition, après déplumage dorsal, d'un plumage femelle gris uniforme (Même sujet que fig. 13)

De tout ceci nous devons conclure que la théorie chromosomique de l'hérédité doit être amendée en plusieurs points. Il apparaît vraiment,

dans certain cas, que des caractères considérés comme absents et dont l'absence constitue une donnée fondamentale correspondent en réalité à des récessivités. Ces récessivités, l'expérimentateur peut les mettre en évidence sur les individus eux-mêmes, par le même artifice qu'il emploie pour faire surgir dans un sexe, les attributs du sexe opposé. Ici, le sexe et la race se rejoignent d'une façon incontestable. Au surplus, à moins de se résigner à n'être que la science des caractères superficiels, la génétique ne peut se désintéresser des potentialités évolutives d'un sujet, d'autant plus qu'elles interviennent, dans l'hérédité, autant que les caractères extériorisés.

Toutefois, nous nous garderons bien d'aller trop loin. Le nombre des faits acquis n'est pas tel que nous puissions fournir à présent une synthèse cohérente. Tout au plus nous permettrons-nous, à titre de conclusion, un jugement éventuel. Quelques généticiens de marque ont jusqu'ici, ignoré complètement les Hormones sexuelles et leur action déterminatrice: c'est là une attitude vraiment puérile et imprudente. A l'inverse, d'autres ont voulu y voir les symboles concrets de la génétique: conception un peu fantaisiste, car elle va au-delà des faits. Avec Caridroit, il nous semble bien que les Hormones ne touchent pas vraiment au complexe génotypique de base, mais qu'elles agissent par réglage des dominances, et qu'elles interviennent, ainsi que dans le sexe, non comme agents créateurs, mais comme facteurs d'extériorisation. Autrement dit, nous ne pensons pas qu'elles détruisent des gènes existants ou qu'elles apportent des gènes nouveaux. La conception mendélienne de l'hérédité garderait donc toute sa valeur.

Le choix des Gallinacés comme sujet d'études, en unissant les efforts de la Physiologie et de la Génétique, justifie pleinement la prédilection de notre maître E. Gley; nulle part la convergence de deux disciplines n'a été plus heureuse et plus féconde, pour le plus grand bien de la Biologie.

Légende de la planche en couleurs

Plumes prélevées en 1927 sur une Poule G, du croisement ♂ *Dorking argenté* × ♀ *Leghorn dorée*, soumise préalablement à une ovariectomie subtotale. En octobre 1927, lors de la mue, le reste ovarien se trouve exactement au seuil et le sujet manifeste alors, dans les zones d'inversion la pigmentation brune *Leghorn*.

A. Couverture de l'aile: Plumes nos. 1, 2, 3, 4, 5. —

1. Plume normale, non encore tombée.

2. 3. 4. Plumes bipartites; *Dorking* à l'extrémité; *Leghorn* à la base.

5. Plume *Leghorn*.

B. Région dorso-lombaire.

6. et 7. Plumes non encore tombées.

8. 9. 10. 11. Plumes nouvelles: accentuation de la pigmentation brune *Leghorn*, ainsi que du caractère masculin; tendance à la formation de lancettes.

C. Région de la nuque.

12. Plume non tombée.

13. Plume de néo-formation (bipartite).

D. Rémiges secondaires.

14. Rémige ancienne.

15. Rémige nouvelle. Remarquer l'alternance des flaques blanches *Dorking* et des flaques brunes imputables au sang maternel *Leghorn doré*.

Bisherige private und staatliche Förderung der Rassenhygiene und Eugenik und ihre nächste Weiterentwicklung

Alfred Ploetz

Herrsching b. München

Jeder von uns möchte, daß seine Kinder und Enkel, seine Freunde, die Kinder seiner Freunde, in weiterem Sinne alle seine Volksgenossen leiblich und seelisch tüchtige Menschen wären oder würden, d. h. daß sie körperlich gesund und kräftig, gewandt und anmutig, charakterlich gütig, zuverlässig, willensstark und tapfer, intellektuell von raschem, scharfen Verstande und wer weiß was sonst noch alles wären. Die Wirklichkeit sieht jedoch ganz anders aus. Der bekannte Nervenarzt Möbius sagt dazu in seiner Abhandlung über die Veredelung des menschlichen Geschlechts: „Man braucht nur die Augen aufzumachen, um zu erkennen, daß unter unseren Verhältnissen der natürliche Lauf der Dinge in bezug auf die menschliche Entwicklung zu ganz erbärmlichen Ergebnissen führt. Man nehme einmal an einem Volksfeste teil und sehe sich die Leute aufmerksam an. Das Herz tut einem weh bei all der Verkümmern, Häßlichkeit, Verschrobenheit. Wie schön, ja wie edel, erscheint das freilebende Tier, und was für eine jämmerliche Vogelscheuche ist durchschnittlich der zivilisierte Mensch! Man stelle sich einmal vor, wir gingen nackt, und male sich das Bild aus, daß dann unsere Städte bieten würden. Es wird einem übel bei dem Gedanken.“ Soweit Möbius. Zweifellos übertreibt er, allein schlimm genug ist es doch mit unserer Bevölkerung bestellt, das weiß jeder Arzt, jeder Maler und Bildhauer und jeder, der sonst beobachten gelernt hat. Ein mächtiger Wunsch nach Abhilfe und Umkehr entsteht, nach Gesundung und womöglich Vervollkommen unserer Rasse. Aus diesem Willen entspringt die Rassenhygiene.

Ehe ich meinem Thema der bisherigen Förderung der Rassenhygiene und Eugenik nähere, möchte ich ein paar Bemerkungen

über diese beiden Wörter machen. Das Wort Eugenik, im Englischen *Eugenics*, stammt meines Wissens von Francis Galton, der es folgendermaßen definierte: "Eugenics is the study of agencies under social control that may improve or impair the racial qualities of future generations, either physically or mentally." Auf deutsch: Eugenik ist das Studium von Faktoren unter sozialer Kontrolle, welche die rasslichen Eigenschaften künftiger Generationen entweder körperlich oder geistig verbessern oder verschlechtern können. Das jüngere Wort Rassenhygiene knüpft an die Rassenbiologie an, deren Teil sie sein will. Die Biologie der Rasse betrachtet in Ergänzung zu der des zeitlich kurz begrenzten Individuums die Lebens- und Entwicklungserscheinungen des über das Individualleben fortdauernden Lebens der Rasse, wie sie sich in Zeugung, Vererbung, Mutation, Kampf ums Dasein, in Zunahme und Abnahme der Zahl der Individuen, also in Ausbreitung, Stillstand oder Aussterben der Rasse kundtun, ganz gleich, ob wir mit einer Pflanzen-, Tier- oder Menschenrasse zu tun haben. Wir können dabei den Begriff Rasse sehr weit fassen als einen großen zusammenhängenden Lebensstrom (Vitalrasse), zu dem alle Individuen gehören, die ihn durch ihre Paarung untereinander und durch die Erzeugung voll fortpflanzungsfähiger Nachkommen dauernd aufrechterhalten, so z. B., wenn wir, wie es die Angelsachsen so gern tun, von der gesamten menschlichen Rasse sprechen. Oder wir können ihn enger und ganz eng fassen als Generationenfolge von Wesen, die in nahezu allen erblichen Eigenschaften übereinstimmen also als kleine oder kleinste Unterrassen; auch Rassenmische können wir mit hineinbeziehen. Überall sind die Methoden und Inhalte der Forschung und die allgemeine Praxis dieselben, ausgenommen gerade der Teil, der sich auf die verschiedene Weite des Begriffs Rasse bezieht, da bei dem weiteren Begriff das Betrachten des Verhältnisses der Abteilungen untereinander und zu der Gesamtrasse hinzukommt.

Diese Rassenbiologie nun zerfällt, wie ja auch die Biologie des Individuums, in eine Anatomie, Physiologie, Pathologie und Hygiene. Hygiene heißt Wissenschaft und Praxis von den optimalen Erhaltungs- und Entwicklungsbedingungen des Lebens. Neben die Hygiene des individuellen, kurz währenden Lebens, der Individualhygiene, wird also die Hygiene des überindividuellen Dauerlebens, die Rassenhygiene, treten, wobei das Wohl einzelner Individuen grundsätzlich unberücksichtigt bleiben kann. Die Rassenhygiene hat demnach als Objekt die optimalen Bedingungen der Erhaltung und Entwicklung der Rasse,

seien es solche von Pflanzen oder Tieren einschließlich des Menschen. In der Pflanzen-, Tier- und Menschenzucht will sie sich auswirken. Zu den Objekten der menschlichen Rassenhygiene gehören natürlich sinngemäß nach dem, was wir erst über die Rassenbiologie sagten, auch die einzelnen Unterabteilungen der menschlichen Vitalrasse, nämlich die anthropologischen Systemrassen, die Bevölkerungen von Staaten und die Mitgliedsverbände von Nationen und sonstigen gesellschaftlichen Bildungen. Alle diese können behandelt werden in bezug auf den optimalen Ablauf aller der Vorgänge, die wir als Inhalt der Rassenbiologie zuerst erwähnt hatten. Der Begriff Rassenhygiene hat seinerzeit von vornherein verzichtet auf die Einschränkung, die durch den Zusatz Galtons "which are under social control" gegeben war. Sie nimmt die Praxis des Einzelnen, der selbständig bei der Gattenwahl Gesundheit und körperliche und geistige Kraft berücksichtigt und die Keimgifte meidet, als private Rassenhygiene mit in ihr Gebiet, ebenso wie die quantitative Rassenhygiene, die alle Fragen des optimalen Umfangs der Rasse, ihrer Individuenzahl, betrifft, und die in der Definition der Eugenik unmittelbar nicht enthalten ist.

Die Wurzeln nun dieses Gebiets der Rassenhygiene und Eugenik in der Geschichte wollen wir etwas eingehender verfolgen. Das erste Erwachen dieser Gedanken zu beobachten ist nicht nur reizvoll, sondern auch nützlich zum richtigen Abschätzen des Grades des Fortschreitens in der Gegenwart. Ich werde deshalb nach alter deutscher Sitte mit dem grauen Altertum anfangen. Schon das indogermanische Urvolk kannte höchst wahrscheinlich einige praktische rassenhygienische Betätigungen. Wenigstens hatten alle Völker des Altertums, die aus diesem Urvolk hervorgegangen waren, Sitten oder Gesetze, die einzelne Teile der Bevölkerung als bevorzugt erklärten und Mischehen mit den übrigen verpönten oder bestraften, die vor Verbindung mit Kranken und Minderwertigen warnten und die dem Vater das Recht gaben, schwächliche Kinder auszusetzen oder sonst zu töten. So steht im Gesetzbuch des Manu im alten Indien: „Der Hausherr heirate eine Frau aus der nämlichen Kaste, die alle Merkmale der Vortrefflichkeit besitzt, er vermeide dabei sorgfältig Familien, die keinen männlichen Erben haben, deren Angehörige dickes Haar auf dem Leibe haben und die zu Hämorrhoiden, Schwindsucht, schlechter Verdauung, Fettsucht, Aussatz und geschwollenen Beinen neigen. Der Gang der Jungfrau, die er wählt, soll voll Anstand sein. Ihr Haar und ihre Zähne sollen sowohl an Stärke als Größe die Mitte halten, ihr Körper soll weich sein. Männer der oberen

Klassen, die sich in gesetzwidrige Ehen mit Frauen aus der niedrigsten Klasse einlassen, bringen ihre Familien und Nachkommen sehr bald zum Stande der Sudras, das ist der untersten Kaste, herab.“

Bei den alten Germanen war die Heirat der Freien mit den Unfreien verachtet und das daraus entstandene Kind folgte der ärgeren Hand, wurde unfrei. Mißgebildete oder schwächliche Kinder wurden oft durch den Entscheid des Vaters ausgesetzt. Auch bei den alten Hellenen war es ähnlich. Die Gesetzgebung des Lykurgos verbot den eigentlichen Spartiaten, dem Kriegsadel, die Vermischung mit den Periöken und Heloten, den besiegten Bevölkerungsklassen, die die Dorer bei ihrer Eroberung des Landes vorgefunden hatten. Ohne Erlaubnis der Obrigkeit durfte kein Spartaner das Land verlassen und kein Fremder hineinkommen. Kinderlose Ehen wurden nicht anerkannt. Minderwertige Kinder wurden ausgesetzt oder den niederen Klassen überlassen.

Auch bei vielen nicht-indogermanischen Völkern verhielt es sich ähnlich. Erwähnen will ich hier noch die alten Juden, denen die Verheiratung mit Fremden verboten war. Sie sahen sich und sehen sich in ihrem orthodoxen Teil noch heute als das auserwählte Volk an, das durch Mischung nur verlieren kann.

Während alle diese private und staatliche Betätigung nur Teilziele der Rassenhygiene betrafen, auch die spartanische Gesetzgebung hauptsächlich auf die Heranzucht eines Kriegervolkes gerichtet war, trat im Beginn und in der Mitte des 4. Jahrhunderts vor Christus in Hellas ein Mann auf, der zum erstenmal bewußt forderte, daß das Hauptziel des Staates die Züchtung allgemein körperlich und geistig tüchtiger Menschen sei, es war, wie Sie wohl alle wissen, der athenische Philosoph Platon.

Platon war der erste, der besonders in seinem „Staat“ und den „Gesetzen“ auf dem Gebiet der Rassenhygiene Feststellungen, Herleitungen und zielbewußte Forderungen schriftlich niederlegte. Beeinflußt war Platon augenscheinlich schon von Antisthenes, einem anderen Schüler des Sokrates, von den Pythagoräern und vor allem von Lykurgos, bzw. von den Männern, die hinter diesem sagenhaften Namen steckten. Ich gehe wohl nicht fehl, wenn ich annehme, daß fast alle nach Platon aufgetretenen Rassenhygieniker durch ihn mit angeregt wurden. Sicher waren eine Anzahl von Einzelschlüssen, die er für seinen Idealstaat machte, nach unseren heutigen Anschauungen verschoben, abergläubisch und vor allem so scharf gegen jede persönliche Freiheit des Individuums gerichtet, daß sie für uns zumeist un-

diskutierbar bleiben. Aber die ihn leitenden Ideen standen auf rassenhygienischem Boden.

Das Ziel des Staates ist für ihn die Heranzüchtung tüchtiger Bürger, wofür er die Erfahrungen der Tierzucht bei Jagdhunden, Geflügel und Pferden auf den Menschen praktisch angewandt wissen will. Er läßt in seinen Vorschlägen durch die Leiter des Staates die tüchtigsten Männer mit den tüchtigsten Frauen paaren, ebenso, aber weniger oft, die untüchtigen Männer mit den untüchtigen Frauen, wobei auf die individuelle Liebe keine Rücksicht genommen wurde. Er sucht Mut und Tapferkeit vor dem Feinde zu züchten dadurch, daß er Krieger, die sich ausgezeichnet haben, mit mehr Frauen versieht als die übrigen Männer. Die Frauen der oberen Schicht sollen zu starker Fortpflanzung herangezogen werden, um eine starke Vermehrung dieser Schicht zu bewirken. Finden nichtgestattete Verbindungen trotzdem statt, sollen die Früchte daraus abgetrieben werden. Minderwertige Kinder aus angeordneten und zugelassenen Ehen Tüchtiger sollen ausgesetzt werden. Dies sei zur Erhaltung der Rassereinheit der regierenden Kaste notwendig. Dauernd konstitutionell Kranke solle man nicht pflegen, damit sie nicht Schwächlinge erzeugen, unheilbare Geistesranke sollen getötet werden, Trunkene sollen keine Kinder zeugen und ähnliches. Auch die Anzahl der zu erzeugenden Kinder sollten die Regierenden bestimmen, damit nicht durch eine übermäßig große Bevölkerung Armut oder Krieg entstünde.

Platon hielt solche einschneidenden Maßregeln für nötig angesichts des drohenden Niederganges des Griechentums, das er leidenschaftlich liebte und von dem er sagte: „Das Volk der Hellenen ist unter sich verwandt und gehört zusammen, den Barbaren aber steht es unverwandt und fremd gegenüber.“ Wie bekannt und erklärlich fand Platon trotz seiner Bemühungen keinen Staat, der sich an die Durchführung seiner Ideen herangewagt hätte, Ideen, die ein sonderbares Gemisch weiser Einsichten in das Leben der Rasse und völliger Verkennung der seelischen Bedürfnisse des Individuums darstellten.

Ich habe Platons Beitrag zur Rassenhygiene etwas ausführlicher behandelt, weil er von den Alten derjenige ist, der die Moderneren am meisten beeinflußt und angeregt haben dürfte. Nach ihm kommen etwa 2000 Jahre, in denen zwar ab und zu einige rassenhygienische Maßnahmen besprochen oder empfohlen wurden, so in den Utopien von Thomas More, Campanella und Maupertius, durch die aber der weitere Ausbau der Rassenhygiene im Ganzen nicht gefördert wurde.

Erst im 18. Jahrhundert leben die rassenhygienischen Gedanken in größerem Umfange wieder auf. Den Reigen eröffnete der Arzt Peter Frank, Sohn eines pfälzischen Glashüttenverwalters. Mit ihm beginnt die voll bewußte Rassenhygiene aufs neue und zwar in dem 1779 erschienenen 1. Bande seines „Systems einer vollständigen medizinischen Polizei“. Er sagt in dem Vorwort in seiner etwas ungeschickten Sprache: „Das Interesse der Staaten wechselt von Jahrhundert zu Jahrhundert, aber es würde nie einer Veränderung unterworfen sein in dem, was sich auf die gesunde und dauerhafte Beschaffenheit ihrer Bürger und auf ihre gesunde Vermehrung gründete. Hier wären Wahrheiten zu sagen, die ihren bestimmenden Grund in dem entferntesten Zeitalter ebenso wie zu unseren Tagen aufweisen könnten.“ Vererbung, Entartung, Auslese und Gegenauslese, optimale Gattenwahl, speziellere eugenische Zeugungs-Ratschläge, Geburten-Prävention und Bevölkerungs-Politik wurden mehr oder weniger ausführlich in seinen umfangreichen Schriften behandelt, alles von dem Gesichtspunkt aus, wie für das Vaterland tüchtige Bürger in Gegenwart und Zukunft gezüchtet werden könnten.

Besonders ausführlich beschäftigt sich Frank mit der Vererbung, deren Bedeutung für die Rasse er klar erkennt. Er leugnet grundsätzliche Unterschiede zwischen der Vererbung beim Menschen und der bei den Tieren. Die Vererbung normaler und krankhafter Anlagen sind ihm wesensgleich. Er erörtert die Schäden der Inzucht und führt sie entsprechend der heute herrschenden Anschauung auf das häufige Zusammentreffen von krankhaften Erbanlagen zurück. Er empfiehlt auf Grund von Tierzuchterfahrungen Rassenmischung unter Anführung von Beispielen nicht zu entfernter menschlicher Rassen. Man müsse den Unvollkommenheiten des einen Geschlechts durch entsprechende Vollkommenheiten des anderen abzuhelpen suchen. Was die Entartung anlangt, so schuldigte er nicht nur die ungeeignete Inzucht an, sondern auch zu geringes und zu hohes Alter, Abspannung und Krankheit bei den Eltern, Syphilis, Alkoholismus, mit viel Sitzen verbundene Kopfarbeit, die schon bei den Schülern anfangte und bei den Gelehrten fortgesetzt würde, Luxus und Wohleben und ähnliches.

Über die Notwendigkeit der Ausmerzung Minderwertiger findet er folgende klare und entschiedene Worte: „Ich glaube ganz sicher, daß kein Mittel so kräftig sein würde, der Stärke und Gesundheit unseres Geschlechts wieder aufzuhelfen, als das man das Zeugungswerk durch Ausmusterung aller solcher, welche nur schlechten Samen in den Acker

des Gemeinwesens aussäen, auf einen besseren Fuß setzte und daß man der Klasse von siechen und elenden Menschen die Gewalt entzöge, ihrem unbesonnenen Treiben eine halbe Nachwelt aufzuopfern.“ Auch die Kontraselektion, die Gegenauslese, kannte er, er zählte dazu das Militärwesen und den Krieg, das auf die Wanderschaft und auf Reisen gehen der Jugendlichen aus allen Ständen, was alles den Alkoholismus und die Syphilis fördere, das Zölibat der katholischen Geistlichen und anderes. Die sonstige Gegenauslese durch die mangelhafte Fortpflanzung der Begabten scheint er noch nicht gekannt zu haben, was ja auch erklärlich war, da die Gelegenheit, sie zu beobachten, noch gering war.

Frank braucht übrigens auch das Wort Rasse bereits im Sinne einer Gruppe von Menschen mit gleichartiger erblicher Veranlagung. Was die rassenhygienische Praxis anlangt, so wendet er sich hauptsächlich an den Staat und an die Ärzte, zu deren wichtigsten Aufgaben er die Erzielung einer gesunden Nachkommenschaft zählt. Die Fürsorge für das Wohl der jeweils lebenden Generation wird der für das Wohl späterer Generationen an die Seite gestellt. Als exakte Grundlage aller Maßnahmen fordert er doppelt geführte Familienregister und eine sich darauf aufbauende Statistik. Er empfiehlt eine Junggesellensteuer, deren Ertrag für vermögenslose arbeitsame Paare verwandt werden solle. Die morganatische Ehe sollte in höheren und mittleren Gesellschaftskreisen in umfangreichem Maße angewandt werden, er war also gegen die stärkere Vermehrung der niederen Klassen. Er ist gegen zu frühe, zu späte und zu ungleiche Ehen wegen der Gefahr der Erzeugung minderwertiger Kinder. Aus demselben Grunde hält er Neigungsheiraten für besser als Vernunftehen. Kranke Menschen sollen überhaupt nicht heiraten, da von den Ehen das Schicksal der Gesellschaft und der ganzen Menschheit auf das genaueste abhängt. Als Vorbeugemittel gegen kranke Ehen schlägt Frank eine Art von feierlicher Gesundheitserklärung der Brautleute vor mit einem Gelübde, dafür zu sorgen, daß die Kinder nicht nur christlich, sondern auch gesund würden. Die Brautleute sollten nicht nur über ihre moralischen Pflichten, sondern auch über Dinge belehrt werden, die Bezug auf die Körperbeschaffenheit ihrer Leibesfrüchte hätten. Frank fordert für die Ehe durchschnittlich vier überlebende Kinder. Er fordert ferner für die Ehe Mäßigkeit im Alkohol, ist überhaupt gegen den Schnaps und erwähnt dabei die heilsamen Folgen, die das völlige Schnapsverbot bei der Potsdamer Riesengarde gezeitigt habe. Die Syphilis hält er von verhängnisvoller Bedeutung für die Fortpflanzung, der Staat könne keine Mittel zu teuer

erkaufen, wenn je eines imstande sein sollte, diese Quelle des schœulichsten Übels auszutrocknen.

Aber ich kann nicht alle die vielen einzelnen Maßregeln, die er vorschlägt, hier anführen. Eine wie hohe Meinung Frank von der Bedeutung der Fortpflanzungshygiene für die Verbesserung der Rasse hatte, erhellt aus seinen folgenden Worten: „Die, welche der Ehrgeiz sich zu verehelichen spornt, werden finden, daß es die beste Unsterblichkeit sei, durch eigene Tugend ein würdiger Ahnherr der Nachwelt zu sein.“

Frank wurde mit seinem sechsbändigen Werk, dessen erster Band bereits nach einem Jahre neu aufgelegt werden mußte, der Vater der wissenschaftlichen Hygiene und Rassenhygiene. Aber praktische Folgen hatte dieser erste größere Vorstoß nicht. Frank mußte infolge seiner freimütigen Ausführungen eine Stelle als Leibarzt des Fürstbischofs zu Speyer aufgeben, worauf er allerdings in Österreich durch Josef II. einen größeren Wirkungskreis gewann. Die Zeit war noch nicht reif für seine Gedanken.

1802 versuchte zwar der Mannheimer Arzt und spätere Heidelberger Professor Franz Anton Mai, der sich übrigens selbst als strengen Katholiken und Jesuiten bezeichnete, die Vorschläge Franks und einige eigene in einem spezialisierten Gesetzentwurf wieder vor die Öffentlichkeit zu bringen und bedauerte dabei, daß — ich führe seine eigenen Worte an — „schon seit 20 Jahren unser Vaterland das Meisterwerk der medizinischen Polizei des großen Frank besitze und noch seien die Gesetzgeber aus ihrer Schlagsucht nicht erwacht“. Mais Gesetzentwurf wurde von der medizinischen Fakultät in Heidelberg und von dem Mannheimer Medizinalkollegium sehr günstig beurteilt, auch in bezug auf seine Ausführbarkeit. Aber aus irgendwelchen undurchsichtigen Gründen, höchstwahrscheinlich wegen der starken politischen Wirren dieser Zeit, geriet der Entwurf Mais, der zuerst allgemeines Aufsehen erregte, in Vergessenheit, und noch heute haben wir nirgends im Deutschen Reich oder einem anderen Staat des deutschen Volkstums eine rassenhygienische Gesetzgebung.

Erst die zweite Hälfte des 19. Jahrhunderts brachte der wissenschaftlichen Rassenbiologie und Rassenhygiene bahnbrechende Fortschritte. Einige Historiker und Politiker vollführten zuerst ein bedeutungsvolles Zwischenspiel und versuchten mit mehr oder weniger Erfolg die entscheidende Wichtigkeit der anthropologischen Systemrasse für das biologische Schicksal der Menschheit in helles Licht zu setzen. So der Deutsche Gustav Klemm in seinem 1845 erschienenen

Bande seiner „Kulturgeschichte der Menschheit“, der englisch-jüdische Benjamin Disraeli, Lord Beaconsfield, in seinen 1844—1847 veröffentlichten Romanen und der französische Graf Arthur Gobineau in seinem 1853 erschienenen „Essai sur l'inégalité des races humaines“. Ihr gemeinsamer Gedanke war folgender: Die menschlichen Rassen sind sehr verschieden begabt. Die begabteste ist nach Klemm die weiße, „aktive“ Rasse, nach Beaconsfield sind es die jüdisch-arabische und nordisch-angelsächsische, nach Gobineau ist es die „arische“. Die Rassenzusammensetzung eines Volkes sei von der entscheidendsten Bedeutung für seine Kultur. Die Reinheit dieser Rassen verbürge ihre biologische und kulturelle Blüte, die in dem Maße verloren gehe, wie sie sich mit niederen Rassen mische. Deshalb verurteilen sie die Rassenmischung. Speziell der berühmteste unter ihnen, Gobineau, der jedoch Klemm und Disraeli gekannt hat, nimmt als Träger aller Kulturen, auch der ägyptischen und chinesischen, die arische Rasse an, deren Beschreibung unserer nordischen Rasse entspricht. Er sieht die immer weitergehende Verminderung und Vermischung und die sonstige Entartung dieser Rasse als unvermeidlich an und hält deshalb den allmählichen Untergang für das endgültige Schicksal der nordischen Rasse und der durch sie getragenen hohen Kulturen, etwa so wie die glänzenden Geistestaten des alten Griechenlands versiegten, als die nordischen Hellenen durch Kriege, Kinderarmut und Vermischung zugrunde gegangen waren. Diese drei Männer lieferten Beiträge mehr zur Biologie der Rasse als für ihre Hygiene; als Elemente ihrer Betrachtung benutzten sie nicht wie ihre Vorgänger die individuellen Varianten einer Bevölkerung, sondern solche natürlichen Gruppen derselben, wie sie in den anthropologischen Systemrassen gegeben sind. Ihre eigentliche Rassenhygiene erschöpft sich in Warnungen vor der Entartung, der Kinderarmut und der Vermischung der höchst begabten Rassen mit den niedrigeren.

Von nun an häufen sich die rassenbiologischen und rassenhygienischen Schriften und gewinnen an exakten Grundlagen und breitem Ausbau. Charles Darwin veröffentlichte 1859 sein epochemachendes Werk „Die Entstehung der Arten durch natürliche Auslese oder die Erhaltung von begünstigten Rassen im Kampf ums Leben“. Darwin behandelt darin den Lebens- und Entwicklungsprozeß der Rasse, wie er sich in Fortpflanzung, Vererbung, Variabilität, Kampf ums Dasein mit Auslese und Ausmerze und, auf diesen Faktoren beruhend, in Veränderung der Rassen und Arten und

in ihrem Auf- und Niedergang abspielt. Er leitet aus den erwähnten Faktoren den Ursprung neuer Arten ab und den allmählichen Aufstieg des organischen Lebens von niederen zu höchsten Formen. Dies alles geschah in einer so umfassenden und gründlichen Art, daß sein Buch einen wuchtigen Markstein in der Entwicklung der Biologie bedeutet. Eine Zeit lang wurde Darwins Glanz verdunkelt, aber gerade bei den modernsten Biologen erstrahlt nach der Entdeckung der zahlreichen kleinen Mutationen sein Bild aufs neue. Jedenfalls schuf Darwin die physiologischen Grundlagen für die moderne Rassenhygiene, wenn er sie selbst auch nicht behandelte, abgesehen von einigen kurzen Bemerkungen, die die Notwendigkeit der Fortdauer einer scharfen Auslese betrafen, wenn die Menschheit in ihrer Entwicklung weiter fortschreiten solle. Er kannte die Hemmungen der Auslese durch die Kontraselektion des Schutzes der Schwachen, der Kriege und der mangelhaften Fortpflanzung der Begabten, aber seine rassenhygienischen Forderungen waren spärlich und allgemein gehalten. So sagt er in seiner „Abstammung des Menschen“: „Es muß für alle Menschen offener Wettbewerb bestehen und es dürfen die Fähigsten nicht durch Gesetze und Gebräuche daran verhindert werden, den größten Erfolg zu haben und die größte Zahl von Nachkommen aufzuziehen.“

Auf Darwin folgte 1866 Gregor (eigentlich Johann) Mendel, der durch den weiteren Ausbau der Vererbungslehre in seiner Schrift „Versuche über Pflanzenhybriden“ die physiologischen Grundlagen der Rassenhygiene in großem Maßstabe vermehrte und befestigte. Ihm verdanken wir die Erkenntnis, daß in der Erbmasse eines Individuums jedes vererbbare Merkmal paarig angelegt ist, und zwar durch einen Paarling vom Vater und einen entsprechenden von der Mutter des Individuums her, daß bei der Bildung der reifen Geschlechtszellen dieses Individuums diese beiden Paarlinge sich voneinander trennen, so daß sowohl Ei wie Samenfaden nur je einen der Paarlinge enthält und jede Erbanlage mit der Wahrscheinlichkeit $\frac{1}{2}$ auf den weiteren Abkömmling übergeht. Er lehrte uns ferner, daß, falls die Eltern in bezug auf ein erbliches Merkmal verschieden (heterozygot) sind, die eine Erbanlage die andere im Erscheinungsbild der Nachkommen überdeckt (Dominanz) oder von ihr überdeckt wird (Rezessivität), seltener eine Mittelwirkung ausübt und daß das ursprüngliche Merkmal des Vaters und das der Mutter in der weiteren Nachkommenschaft nach fest gegebenen Zahlenverhältnissen wiedererscheinen (Aufspalten der Bastarde). Er wurde dadurch der eigentliche Schöpfer der modernen Erblehre.

Dies vor Ihnen hier weiter auseinanderzusetzen, hieße Eulen nach Athen oder Löwenmäuler nach Dahlem tragen. Einen so starken Unterbau Mendel auch für die Rassenhygiene lieferte, über sie selbst hat er kein Wort geschrieben. Mendels Arbeiten machten keinen Eindruck auf die damalige Forscherwelt, sondern wurden vergessen, erst Correns, Tschermak und de Vries entdeckten aufs neue, was Mendel gefunden hatte, und brachten den kostbaren Schatz zur allgemeinen Anerkennung.

Zur selben Zeit veröffentlichte Ernst Haeckel seine „Generelle Morphologie der Organismen“ als erste von zahlreichen Schriften, in denen er für den Darwinismus kämpfte und ihn weiter, besonders auch in bezug auf die Stammesentwicklung des Menschen, ausbaute. Damit baute er natürlich auch an den Grundlagen der Rassenhygiene weiter. Aber so natürlich es bei seinem feurigen Temperament gewesen wäre, wenn er aus dem Darwinismus weitgehende theoretische und praktische rassenhygienische Folgerungen gezogen hätte, so war er doch zu stark rein naturwissenschaftlich und allgemein philosophisch eingestellt, als daß er zu mehr als nur kurzen Berührungen unseres Gebietes gekommen wäre. Dies förderte er jedoch in seinem Alter indirekt, was ich hier zeitlich vorwegnehmen möchte. Angeregt durch ihn, wollte der Großindustrielle Alfred Krupp im Anfang dieses Jahrhunderts hohe Preise aussetzen für die besten Bearbeitungen des Themas „Was lernen wir aus den Prinzipien der Deszendenztheorie für die innerpolitische Entwicklung und Gesetzgebung der Staaten?“ Haeckel übernahm die praktische Durchführung dieses Preisausschreibens, dem wir eine Anzahl guter und weniger guter Bücher über Rassenhygiene verdanken, die Heinrich Ziegler unter dem Sammeltitle „Natur und Staat“ veröffentlichte, darunter als preisgekröntes das Werk von Wilhelm Schallmayer „Vererbung und Auslese im Lebenslauf der Völker“ vom Jahre 1903. Auch die „Politische Anthropologie“ von Ludwig Woltmann verdankt ihr Entstehen teilweise diesem Kruppschen Wettbewerb.

Gleichzeitig mit Haeckel, aber bedeutend früher, als die eben angeführten Werke erschienen, baute in England ein Vetter Darwins, Francis Galton, die Darwinschen Theorien weiter aus, besonders in bezug auf den Menschen und zog aus ihnen eine Reihe von praktischen Folgerungen für die Erhaltung und Verbesserung der menschlichen Rasse. 1869 erschien sein Hauptwerk „Hereditary Genius, its laws and consequences“. Er setzte etwa 90 Jahre nach Peter Frank, und zwar jedenfalls ohne von ihm zu wissen, das Werk, das dieser angefangen, oder viel-

mehr nach Platon wieder aufgenommen hatte, in bahubrechender Weise fort. Die Hauptetappen der Rassenhygiene hießen nun Platon — Frank — Galton. Galtons Beiträge zur Rassenbiologie bestanden hauptsächlich im weiteren Ausbau von Darwins Forschungen nach der statistischen und mathematischen Seite hin und in umfangreichen Feststellungen über die Erbllichkeit geistiger Begabung in kulturell hervorragenden Familien, besonders Englands. Außer dem schon erwähnten Werk beschäftigen sich damit seine Bücher „English men of science their nature and nurture“, 1874, und zusammen mit Schuster, „Noteworthy families“ 1906. In einem Teil der eigentlichen rassenhygienischen Forderungen ging ihm der Engländer Greg 1868 voran, der von dem Versagen der natürlichen und sexuellen Auslese unter den Menschen ausging. Er forderte strenge Eheverbote gegen Kranke, Krüppel und öffentlich Unterstützte, ferner die ärztliche Untersuchung der Brautleute; nur der tüchtige Kern des Volkes solle die Möglichkeit der Fortpflanzung haben.

Alles dies sind auch Forderungen Galtons. Er fügt hinzu, daß es den tüchtigen Mitgliedern der Nation auf alle Art erleichtert werden müsse, früh zu heiraten und viele Kinder aufzuziehen. Um die Tüchtigen, besonders unter den jungen Leuten, die sich ja im wirklichen Leben noch nicht bewährt haben, besser heraus zu erkennen, fordert Galton eine Familienforschung, durch welche bei Kenntnis der Vererbungsgesetze dargetan werden könne, ob ein Mensch einem tüchtigen Stamme angehöre und deshalb die Wahrscheinlichkeit habe, tüchtige Kinder zu zeugen oder nicht. Der weitere Ausbau der Erblehre solle dafür die exakteren Grundlagen liefern. Eugenische Ansichten und Überzeugungen müßten durch Propaganda und Erziehung so in das allgemeine Bewußtsein der Nation übergehen, daß sie einen Teil des gesellschaftlichen Gewissens würden und zur Ächtung von Mißheiraten führten. Ja, sie müßten in das nationale Bewußtsein eingehen wie eine neue Religion.

Galton förderte die Rassenhygiene nicht nur durch seine wissenschaftlichen und propagandistischen Schriften, sondern auch 1905 durch die Gründung des „Eugenics Laboratory“ in London, einer Forschungsanstalt für die Frage: „In welcher Weise wirken die sozialen Umstände verbessernd oder verschlechternd auf die geistigen und leiblichen Rassen-eigentümlichkeiten zukünftiger Generationen und in welchem Grade vermag jede Generation die natürliche Mitgift der kommenden Generation zu bestimmen?“ Leiter des Galton-Laboratoriums sind Karl

Pearson und Edgar Schuster, ihre Hauptmitarbeiter Ethel Elderton und Heron. Unter ihnen hat das Laboratorium eine Menge wertvoller Arbeiten herausgegeben über die geistigen und körperlichen Eigenschaften des Menschen, ihre Vererbung und ihre Beeinflussung durch die Umwelt, bearbeitet nach biometrisch-statistischen Methoden. In der Zeitschrift des Laboratoriums, der „Biometrika“, wurden diese Arbeiten und sonstige über national-englische Eugenik veröffentlicht. Pearson legte eine großartige Sammlung von Tatsachen über menschliche Vererbung mit Stammbäumen an, die er in den fortlaufenden Bänden des „Treasury of human inheritance“ herausgibt.

Nach Galton traten mehr und mehr Wissenschaftler und Philosophen auf, welche, entweder auf Galtons Schultern stehend oder unbeeinflusst von ihm, aber wohl alle beeinflusst von Platon und Darwin, der Rassenhygiene und Rassenbiologie eine immer breitere Bahn brachen. Um alle zu nennen und zu charakterisieren, würde die Zeit dieses Vortrages nicht ausreichen. Ich kann deshalb nur einen Teil der Namen herausgreifen, ohne in ihre Auswahl oder Reihenfolge einen besonderen Sinn legen zu wollen.

Zuerst muß man hier Friedrich Nietzsche erwähnen. Er nahm das Wort Übermensch wieder auf, das Goethe geprägt hatte, der den Menschen als „Wurf nach einem höheren Ziele“ ansah, dem also Übermensch der vollkommenere Mensch war. Auch für Nietzsche, der sich manchmal widerspricht, ist im allgemeinen der Übermensch der Typus des vollkommenen Menschen, der Sinn der Erde und ihr Herr, ein starker lebenbejahender, neue Werte schaffender Mensch, ohne Mitleid, aber nicht ohne Güte, der sein eigenes Behagen verschmährt, aber für die Anderen, selbst die Niedrigen, die Anwartschaft auf Glück der Erde abzurufen sucht. Goethe würde vielleicht, wenn er den Begriff seines Übermenschen ausgefüllt hätte, ihn etwas anders dargestellt haben. Jedenfalls hat Nietzsche dem Wort als bequemem Ausdruck für den vervollkommeneten Menschen als Ziel der Rassenhygiene weite Verbreitung verschafft. Der Mensch ist ihm etwas, was zugunsten des Übermenschen, des höheren Typus Mensch, überwunden werden muß. Er sagt wörtlich: „Nicht nur fort sollst Du Dich pflanzen, sondern hinauf! Dazu verhele Dir der Garten der Ehe. — Über Dich sollst Du hinausbauen. Aber erst muß Du mir selber gebaut sein, rechtwinklig an Leib und Seele. — Unser Weg geht von der Art zur Überart, aber ein Grauen ist uns der entartende Sinn, welcher spricht: alles für mich.“

Von modernen Förderern der wissenschaftlichen Rassenhygiene im deutschen Sprachgebiet möchte ich anführen: Christaller, Schallmayer, Hegar, Ploetz, Möbius, Ziegler, Woltmann, Rüdin, Agnes Bluhm, Kuhn, von Luschan, Max von Gruber, Ribbert, Lenz, Grotjahn, Siemens, von Drigalski, Grober, von Ehrenfels, Hentschel, von Verschuer, Reichel, Scheidt, Unold, Bauer (Göttingen), Tandler, Muckermann, Weitz, von Behr-Pinnow, Géza von Hoffmann, Boeters, Westenhöfer, Christian und viele andere. Eine Reihe deutscher Forscher war in den Hilfswissenschaften der Rassenhygiene, aber in enger Berührung mit ihr tätig, wie auf dem Gebiet der Rassen- und Sozialanthropologie Ammon, Schemann, Pfitzner, Eugen Fischer, Schlaginhaufen, Röse, Scheidt, Günther, Reche, Gerstenhauer. Schwer ins Gewicht fallend ist die Förderung, die der Biologie und der Hygiene der Rasse durch die moderne Genetik d. h. die Vererbungs- und Mutationsforschung, zuteil geworden ist. Hier wären zu nennen: Weismann, Richard und Oskar Hertwig, Plate, Correns, Erwin Baur, Richard Goldschmidt, Tschermak, von Wettstein, Ernst, Winkler, Fick, Häcker, Lenz, Nachtsheim, Günther und Paula Hertwig, Hartmann, Just, Bělař, Seiler, Stieve, Poll, Hanhart und andere. Auch aus den Reihen sonstiger Naturwissenschaftler und Mediziner erfuhren die Grundlagen der Rassenhygiene vielfache Förderung, so unter anderen von Forel, Wlassak, G. von Bunge, Emil Kräpelin, Paul Neisser, Schaudinn, Abderhalden, Blaschko, Weinberg, Max Marcuse, Czellitzer.

Für die anderen Länder kann ich aus Zeitmangel und Unkenntnis die wissenschaftlichen Förderer nicht in demselben Umfang anführen wie für das deutsche Sprachgebiet. In England waren es hauptsächlich Alfred Wallace, Huxley, Pearson, Schuster, Miall, Elderton, Bateson, Headley, Leonard Darwin, Thomson, Heron, Reid und Ellis, welche die Grundlagen der Eugenik oder sie selbst weiter führten. In den Vereinigten Staaten von Amerika ist das Studium der Biologie der Rasse einschließlich der Genetik wohl am weitesten fortgeschritten. Hier wirken als Wissenschaftler Charles Davenport, Samuel Holmes, Thomas Hunt Morgan, Paul Popenoe, Johnson, Stockard, Mc. Kim, Pearl, Mc. Dowell, Castle, Guyer, Woods, Laughlin, H. J. Muller und sehr viele andere.

Als skandinavische Rassenbiologen und -hygieniker wären zu nennen, in Schweden Hermann Lundborg, Vilhelm Hultkrantz,

Fürst, H. Nilsson-Ehle, Ramström, Ribbing; in Norwegen Jon Alfred Mjöen, Vogt, Frau Bonnevie, Mohr; in Dänemark Johannsen, Sören Hansen, in Finnland Harry Federley; als holländische de Vries, Steinmetz, Frau van Herwerden, Frets, Kuiper, van Bemmelen, Steeswijk; als französische March, de Lapouge, Perrier, Richet, Apert, Papillault; als italienische Pestalozza, Gini, Chigi, Artom, Boldrini; als russische Philipstschenko, Koltzoff, Klodnitzki, Weißenberg.

Es würde zu weit führen, im Rahmen dieses Vortrages noch mehr Länder und Männer aufzuführen, ebenso der vielen Zeitschriften Erwähnung zu tun, die unserer Sache dienen und die von einzelnen Gelehrten oder privaten Gesellschaften ins Leben gerufen wurden. Von Männern, die in dieser und anderer Hinsicht die Rassenhygiene durch Zuwendung größerer Mittel gefördert haben, hatte ich schon Galton erwähnt; hinzufügen will ich den Schottisch-Amerikaner Carnegie, dem das Carnegie-Institut in Washington seine Entstehung verdankt. Zweige desselben sind „The station for experimental evolution“, gegründet 1904, und das „Eugenics Record Office“, gegründet 1910, beide bilden unter der Leitung von Davenport in Cold Spring Harbor das „Department of Genetics of the Carnegie Institution“. In Amerika sind auch von anderen Privaten zahlreiche andere Stiftungen gemacht worden, so vor allem noch das Battle Creek College zum Studium der Rassenverbesserung, gegründet von Kellog, es verfügt jetzt über eine Million Dollars.

In der Schweiz hinterließ Julius Klaus eine Stiftung von etwa $1\frac{1}{3}$ Million Franken für „Sozialanthropologie, Vererbungswissenschaft und Rassenhygiene“, die von Schlaginhaufen verwaltet wird.

Im Deutschen Reich haben der Münchener Loeb, Krupp von Bohlen und die Stadt München die Kräpelinsche Schöpfung einer Forschungsanstalt für Psychiatrie mit einer Abteilung für Demographie und Vererbungskunde, letztere unter der Leitung Rüdins, mit Hilfe der amerikanischen Rockefeller-Foundation finanziell auf sichere Füße gestellt. Jetzt ist diese Forschungsanstalt den Kaiser Wilhelm-Instituten angegliedert worden, die von der Kaiser Wilhelm-Gesellschaft zur Förderung der Wissenschaften unter Leitung von Harnack durch namhafte Stiftungen reicher Privatpersonen und durch Zuschüsse von Seiten des Reichs und Preußens gegründet wurden und unterhalten werden. Zu diesen Instituten gehört auch das für Vererbungslehre, an dem Correns, Goldschmidt, Hartmann, Bělař und andere wirken.

Und heute nachmittag sollen wir zugegen sein bei der Einweihungsfeier des Kaiser Wilhelm-Instituts für Anthropologie, menschliche Erb-
lehre und Eugenik, das Eugen Fischer leiten soll und an dem Mucker-
mann und von Verschuer mitarbeiten. — Der Genetiker Professor
Seiler arbeitet in Schleierloh bei München, dem Landsitz unseres
allverehrten Richard Hertwig in einem Privatinstitut, zu dem Haniel
die Mittel bereit stellte.

Außer diesen Stiftern waren es noch in verschiedenen Ländern eine
Reihe von Gesellschaften, denen die Rassenhygiene vielfache Förderung
verdankt. Die erste derselben war die von Ploetz 1905 in Berlin ins
Leben gerufene Gesellschaft für Rassenhygiene, die sich seit 1908 nach
Aufnahme einiger Norweger und vieler Schweden Internationale Ge-
sellschaft für Rassenhygiene und seit 1911 nach Organisierung der
Schweden durch Hultkrantz in einer schwedischen Gesellschaft
Deutsche Gesellschaft für Rassenhygiene nannte. Diese Gesellschaft,
zuerst unter Leitung von Ploetz, dann von Max von Gruber, gegen-
wärtig von Otto Krohne, hat Ortsgruppen in Berlin, München, Frei-
burg, Dresden, Kiel, Hamburg, Tübingen, Bremen, Münster und Osnä-
brück. Aus Kreisen der Berliner Ortsgruppe (v. Behr-Pinnow,
Ostermann) wurde der Deutsche Bund für Volksaufartung und Erb-
kunde ins Leben gerufen, der sich die Aufgabe stellte, der Rassenhygiene
weite Volkskreise zu erschließen. In Wien hat sich eine Gesellschaft
für Rassenhygiene unter Leitung Reches gebildet, auch in Graz und
Salzburg bestehen solche. In Norwegen wurde durch Jon Alfred Mjöen
1908 ein rassenhygienisches Komitee gebildet, zusammen mit Keilhan,
Collin, Eriksen, Guldberg, Haegstad und anderen. In England
bildete sich 1908 die Eugenics Education Society, zuerst unter Leitung
von Crackanthorpe, gegenwärtig von Leonard Darwin. In den
Niederlanden bestehen mehrere Gesellschaften, die sich zu einem
Zentralkomitee der Gesellschaften für menschliche Vererbung und
Eugenik zusammengeschlossen haben. In Frankreich wurde durch
March die Société française d'Eugénique ins Leben gerufen, in Italien
durch Gini die Societa Italiana di Genetica ed Eugenica. Amerika hat
die weitestgehende rassenhygienische Bewegung hervorgebracht. Dort
entstanden die Eugenic Research Association 1915, später die American
Genetic Association, die Galton Society und die American Eugenic
Society. Die Svenska Sällskapet för Rasygien wurde 1910 durch
Hultkrantz gegründet und hat in Schweden großen Einfluß erlangt,
ähnlich die Mendel-Gesellschaft in Lund. Gesellschaften für Rassen-

hygiene sind auch in Rußland, Belgien, Ungarn, Indien, Japan, China, Argentinien und vielen anderen Ländern organisiert worden, ich kann sie aus Zeitmangel nicht alle nennen. Sie legen in ihrer Gesamtheit ein sprechendes Zeugnis ab für das in den letzten Jahrzehnten stark gesteigerte Interesse für Rassenhygiene und die von Privaten hierfür geleistete große Arbeit, die die Entwicklung der Biologie und der Hygiene der Rasse rasch gefördert haben.

Grade mein längeres Verweilen bei den ersten Anfängen unserer Wissenschaft im Altertum und Mittelalter und der dadurch ermöglichte Vergleich mit heute zeigen, wie energisch das Tempo ist, in dem gegenwärtig ihre Entwicklung vorwärtsgeht. Und das ist fast alles von Privatpersonen geleistet worden. Vergleichen wir damit, was der Staat in dieser Richtung getan hat, so ist die Ausbeute betrüblich gering. Um irgendeine großzügige Staatsaktion zu finden, müssen wir schon tief ins Altertum zurückgreifen. Einzelne alte Gesetze bei Indern, Persern, Griechen, Römern und germanischen Stämmen deuten auf zum Teil tiefe Einsichten in die Erhaltungsbedingungen der Rasse. Sparta im besonderen hatte durch die lykurgischen Gesetze eine praktische Rassenhygiene von so großer sozialer Ausdehnung und so langer Dauer ins Leben gerufen, daß wir heute noch staunen müssen. Aber all das zerfiel, und nie wieder haben Staaten etwas ähnliches neu geschaffen. Im Gegenteil, sie haben im Lauf der Jahrtausende durch die unaufhörlichen Kriege viele, viele Millionen tüchtiger Männer kontraselektorisches in den Tod geschickt, ohne im leisesten daran zu denken, Gegengewichte zu schaffen.

Erst in der Gegenwart wagen sich die Staaten schüchtern, nur allzu schüchtern, an kleine Versuche, die Wissenschaft oder Praxis der Rassenhygiene zu fördern. Im Deutschen Reich hat in dankenswerter Weise die staatliche Universität München auf Anregung von Max von Gruber eine Professur für Rassenhygiene eingerichtet, die sie Fritz Lenz, unserem heute in Deutschland führenden Rassenhygieniker, übertragen hat. Das ist der erste der Lehrstühle hierfür, die schon Kräpelin auf dem Hochschullehrertag in Jena für alle deutschen Universitäten gefordert hat. Wenn auch an vielen unserer deutschsprachigen Universitäten im Deutschen Reich, Österreich und der deutschen Schweiz Vorlesungen über Rassenhygiene gehalten werden, so ist doch noch nirgends ein zweiter Lehrstuhl geschaffen worden. Mehr haben die deutschen Staaten geleistet durch Errichtung von Lehrstühlen und Instituten für Vererbungslehre, ich erinnere nur an das ausgezeichnete Institut der landwirtschaftlichen Hochschule in Berlin-Dahlem, das ja

die meisten von uns kennen, das von Erwin Baur geleitet wird und an dem Nachtsheim und Paula Hertwig mitarbeiten. Bei der Steuer-gesetzgebung des Deutschen Reichs wurden Erleichterungen für die Kinderreichen durchgesetzt. Auch die Eheberatungsstellen der Stadt Berlin muß ich hier erwähnen, die ihre Entstehung hauptsächlich der Energie von Professor von Drigalski verdanken.

In Schweden gibt es seit 1918 ein Institut für Vererbungsforschung bei Lund unter Nilsson-Ehle und das Staatsinstitut für Rassen-biologie in Uppsala unter Lundborg, aus denen beiden schon eine Reihe höchst wertvoller Arbeiten hervorgegangen sind. Beide Anstalten werden durch den Staat unterhalten. Den schwedischen Rassenhygienikern ist es gelungen, ein Gesetz zu schaffen, das die Heirat von Idioten, Epileptikern und geisteskranken Personen verbietet und das verlangt, daß vor dem Heiratsaufgebot jede Person auf Ehre und Gewissen erklärt, daß sie an keiner ansteckungsfähigen Geschlechtskrankheit leidet.

Weitaus am meisten ist die staatliche Förderung der praktischen Rassenhygiene in den Vereinigten Staaten von Amerika entwickelt und zwar in zwei Richtungen: in der Sterilisation Minderwertiger und in der Einschränkung ihrer Einwanderung. Die Sterilisierung, nicht zu verwechseln mit Kastration, bringt durch eine besonders beim Mann sehr einfache Operation Unfruchtbarkeit hervor, ohne sonst nennenswerte seelische und körperliche Veränderungen zu verursachen. So weit ich weiß, sind jetzt in über 20 Einzelstaaten der Union mehr oder minder weitgehende Sterilisationsgesetze erlassen worden. Ein ziemlich großer Teil derselben ist praktisch nicht, ein anderer aber in größerem Umfang in die Tat umgesetzt worden. So hatte Kalifornien bis Mitte dieses Jahres über 5000 Sterilisationen bei Schwachsinnigen, Geisteskranken und Verbrechern, besonders bei brutalen Sexualverbrechern, vorgenommen und zwar 3000 bei Männern und 2000 bei Frauen. Was die Einwanderung Minderwertiger anlangt, so suchten sich die Vereinigten Staaten durch scharf ausgeführte Gesetze dagegen zu schützen. Bestimmte Kranke und Arme werden ausgeschlossen. Die Erfahrungen, die man mit der niedrigeren Intelligenz und der höheren Kriminalität der Einwanderer, besonders aus den südosteuropäischen und asiatischen Ländern gemacht hat, haben dazu geführt, die Einwanderung aus den einzelnen Ländern auf 2% ihrer Rate im Jahre 1890 zu beschränken. Da damals die Einwanderung aus höher stehenden Ländern ganz ungleich größer war als später, bewirkte man damit eine bedeutend bessere Auslese der Einwanderer, die deshalb von Bedeutung ist, weil aus ihr ja später das

neue amerikanische Geschlecht miterzeugt werden soll. Im Deutschen Reich besteht, soweit ich weiß, kein ähnliches Einwanderungsgesetz. Hier kann so ziemlich jeder hineinkommen und, ob eingebürgert oder nicht, Ahnherr der neuen deutschen Geschlechter werden.

Damit wäre in großen Zügen der Anteil des Staates an der Förderung der rassenhygienischen Wissenschaft und Praxis erschöpft. Oder will man etwa die Errichtung des Völkerbundes hierherrechnen als Mittel gegen die Kontraselektion des Krieges, der bekanntlich die Zahl der tüchtigen Männer in einem Volke zugunsten der Untüchtigen vermindert? Das wäre wohl doch ziemlich utopisch gedacht. Er wird bei dem heutigen Status von Europa, bei dem für militärische Rüstungen mehr Mittel aufgewandt werden als vor dem Weltkriege und bei dem mächtige, bis an die Zähne bewaffnete Staaten die Abrüstung ablehnen, kaum seltener werden als früher.

Überblicken wir das Ergebnis unserer Betrachtung der bisherigen Förderung der Rassenhygiene, so zeigt sich ein auffälliger Unterschied zwischen der privaten und der staatlichen. Die private zeigt ein paar Sterne im Altertum, dann viele Jahrhunderte nichts, dann in der modernen Zeit eine rasch wachsende Fülle von zum Teil glänzenden Persönlichkeiten, die ihre Gedanken oder ihre Mittel unserer Sache widmen. Die staatliche Förderung weist im Gegensatz dazu grade im Altertum viele Einzelfälle auf, worauf ich schon hinwies, besonders war ja die lykurgische Gesetzgebung ein Beispiel von großer Kraft und Jahrhunderte langer Dauer. Im späten Altertum, im Mittelalter und in der Neuzeit kam dann die lange staatliche Untätigkeit, die bis in die neueste Zeit angehalten hat. Erst in unseren Tagen erleben wir kleine vorläufig nur unbedeutende Regungen. Und doch wird der Staat am ehesten zu höherer Kultur und größerer Macht aufsteigen, der seine Bürger am raschesten ertüchtigt, der mit anderen Worten am energischsten den Weg der Rassenhygiene beschreitet.

Zum Schluß möchte ich noch einige Bemerkungen machen über die Förderungen, die unsere Sache jetzt in allernächster Zeit am nötigsten braucht. Daß selbstverständlich die wissenschaftliche Rassenbiologie und Rassenhygiene sich am kräftigsten entwickeln wird, wenn der Staat und reiche Private oder Gesellschaften Forschungsanstalten und Lehrstühle mit Instituten schaffen, ist klar. Jede Universität sollte nicht nur einen einfachen Lehrstuhl für Rassenhygiene, sondern auch ein dazu gehöriges Institut haben. So hat z. B. der einzige deutsche Lehrstuhl in München noch kein Institut. Dasselbe gilt natürlich auch

für die Vererbungskunde, deren Ergebnisse ja auch sonst, so für Medizin, Tier- und Pflanzenzucht von höchster Wichtigkeit sind. Auch die so wichtige Ausbreitung rassenhygienischer Gesinnung im Volke kostet Geld und abermals Geld. Aber zu einer großzügigen Werbung gehören auch viele unterrichtete Personen, die als Wanderlehrer dienen können, und gute populäre Zeitschriften. Das wird mehr die Sache von Gesellschaften sein als die des Staates. Allein der Staat kann dadurch außerordentlich nützlich wirken, daß er in allen Schulen einen biologischen Unterricht einführt, der auch Vererbung und Entartung umfaßt. Im Religions- oder Sitten- oder deutschen Sprachunterricht müßte nicht nur die Freude am Guten, sondern auch am Starken, am seelisch und leiblich Gesunden gepflegt werden. Auf dem Gebiet des Unterrichts kann der Staat ferner dadurch viel nützen, daß er die Schulzeit der Gymnasien und Oberrealschulen um mindestens ein Jahr kürzt. Wenn man die alten Sprachen und die modernen außer Englisch auf die Hoch- und Fachschulen verweist, kommen die jungen Männer der begabteren Schichten eher zum Heiraten und haben eine größere Wahrscheinlichkeit, der keimverderbenden Syphilis zu entgehen und vielleicht auch ein Kind mehr zu erzeugen. Man braucht keine Sorge zu haben, daß der ideale Sinn unserer Jugend dadurch beeinträchtigt wird. Denn abgesehen davon, daß uns die Gedankenwelt der Alten in meisterhaften Übersetzungen vorliegt, birgt die deutsche Geschichte und Literatur einen so riesigen Schatz von begeisternden Taten und tiefen Gedanken, daß sie für die große Masse unserer Mittel- und Hochschulen ausreichen, um das ideale Feuer glühend zu erhalten.

Nicht genug Unterstützung kann der Staat dem Kampf gegen die Geschlechtskrankheiten angedeihen lassen. Ebenso dem Kampf gegen den Alkohol, der wahrscheinlich sowohl direkt als Keimgift wirkt, als auch sicher indirekt dadurch, daß er durch Lähmung der sittlichen Hemmungen den außerehelichen Geschlechtsverkehr und damit die Ausbreitung der Syphilis begünstigt. Auch die Eheberatungsstellen müßten stark vermehrt werden, am besten durch die Städte. Ob es bereits an der Zeit ist, obligatorische Ehezeugnisse bei den Aufgebotenen zum Austausch oder sonstwie zur Wirksamkeit zu bringen, lasse ich dahingestellt. Alles, was stärker in die persönliche Freiheit eingreift, hat nur Aussicht auf gesetzliche Verwirklichung, wenn rassenhygienische Gesichtspunkte in weiten Kreisen der Bevölkerung verbreitet worden sind, und werden deshalb für die allernächste Zeit kaum in Betracht kommen.

Das Vorgehen des Staates gegen Syphilis und Alkohol als Entartungsursachen hat den Vorteil, daß er hier fest anpacken und große Mittel zu ihrer Erforschung und Eindämmung gewähren kann, ohne mit den heute herrschenden demokratischen Gleichheitsbestrebungen in Widerstreit zu kommen, wie das der Fall wäre bei einem Kampf gegen die ebenso schlimme oder noch schlimmere Abnahme der Rassentüchtigkeit durch die Kinderarmut der begabten Volksschichten. Und doch müßte hier schleunigst eingeschritten werden. Die modernen Arbeiten über die Fortpflanzung der Begabten zeigen ein immer stärkeres Zurückbleiben der Kinderzahl in der Familie gegenüber der der weniger Begabten. Das gilt, wie jüngst für Amerika nachgewiesen wurde, selbst für die Schicht, die es am ehesten anders machen sollte, die der Rassenhygieniker selbst, von denen nur einer unter fünf den genügenden Ersatz erzeugt, noch etwas weniger als bei den amerikanischen Wissenschaftlern überhaupt. Das ist in allen Kulturländern ähnlich. Der Gang der Dinge ist heute ähnlich wie im alten Rom und Griechenland. Ihr Schicksal, Aussterben der Begabten und Jahrhunderte, ja Jahrtausende lange Stagnation, droht auch uns. Der Staat hat also alle Ursache, sofort einzuschreiten. Maßnahmen, die auf eine Geburtenzunahme in allen Familien hinzielen, helfen hier nicht ab, sie bringen meist nur den weniger begabten Schichten eine Zunahme ihrer ohnehin schon stärkeren Vermehrung. In Amerika z. B. ist sie bei einem sehr großen Material um 50—90 % stärker. Sanfte Mittel werden hier nichts nützen, eingreifende wie der Vorschlag von Lenz, bei weniger als 3 Kindern die Erbteile der fehlenden an den Staat fallen zu lassen, wird vorläufig nicht durchdringen, da die rassenhygienische Einsicht der Massen und ihrer Vertretung noch zu gering ist. Hier stoßen wir wieder auf die Notwendigkeit der rassenhygienischen Propaganda und des rassenbiologischen Unterrichts.

Wohl die fürchterlichsten Einbrüche in die Rassentüchtigkeit geschehen durch die großen modernen Kriege. Für das Deutsche Reich allein ist ein Verlust von $1\frac{3}{4}$ Millionen Männer zu buchen. Jeder weiß, daß diese im Durchschnitt tüchtiger, mutiger und hingebender waren als die zu Hause gebliebenen. Die Ausmerzungen dieser tüchtigen Erbmasse ist, soweit man es bisher überschauen kann, nur in Jahrhunderten, vielleicht erst in Jahrtausenden wieder gut zu machen. In diesem Punkt haben die kleinen Staaten einen großen Vorteil vor den großen, die, wenn es den vielen habgierigen Nachbarn gefällt, Krieg führen müssen. Ein Aufhören der Kriege ist noch nicht abzusehen, so lange große Teile

von Nationen unter fremder Herrschaft stehen. Aber alles, was Staat und Private in dieser Richtung tun können, sollte getan werden, um Kriegsmöglichkeiten aus dem Wege zu schaffen. Nur eine solche pazifistische Bewegung wird im ganzen Volke Fuß fassen und etwas leisten können, die heiße Vaterlandsliebe mit ihren Idealen vereinigen kann und die ihr Stolz vor jeder internationalen Liebedienerei bewahrt. Am aussichtsreichsten erscheinen mir feste Dauerbünde einzelner großer Staaten, die durch ihre vereinigte Macht jeden Krieg verhindern oder im Keime unterdrücken können. Geeignet dazu sind vielleicht die Staaten germanischer (also nicht nur deutscher) Zunge, das würden sein Großbritannien mit Kanada, Australien und Südafrika, die Vereinigten Staaten, Skandinavien, Holland und die deutsch sprechenden Staaten. Die sprachliche und Charakterverwandtschaft dieser Völker, die wohl, außer wenigen anderen Völkern, die höchststehenden Rassen-elemente enthalten, scheint mir von allen großen Staatenbünden noch der am wenigsten utopische zu sein. Aber auch so wenig heute und in nächster Zeit von einer Verwirklichung die Rede sein kann, so sollte doch angesichts der Tatsache daß die modernen Kriege immer wieder etwaige rassenhygienische Gewinne vernichten und den Geburtenrückgang der Begabten noch verhängnisvoller machen, alles aufgeboten werden, um die Idee eines solchen Staatenbundes unter ihren Bevölkerungen zu verbreiten. Denn erst, wenn diese dafür gewonnen sind, kann der Gedanke feste politische Formen gewinnen. Dann erst könnten auch die Fragen, welche die Kopfzahl eines Volkes und damit seinen Wohlstand betreffen ihrer wirklichen Lösung entgegengeführt werden, die heute noch durch den Wettkampf der Völker verhindert wird.

Verehrte Anwesende! Sie haben sich, glaube ich, überzeugt, von wie überragender Bedeutung die rassenhygienischen Fragen für die Zukunft sind, für ihre Leiden und Freuden, für ihre Kraft und Schönheit, für die Höhen und Tiefen ihrer Gedanken. Wir alle lieben unserer Väter Land, wir wollen aber auch unserer Kinder Land lieben und dafür arbeiten. Helfen Sie uns dabei durch ihre Mitarbeit!

¹⁾ Anmerk. während der Korrektur: Mittlerweile hat Mussolini als Aufrechterhalter des Friedens einen Bund aller „lateinischen“ Staaten empfohlen, der aber nicht entfernt die wirtschaftliche und militärische Kraft eines germanischen Staatenbundes erreichen würde.

Speziesbildung mit Vervielfältigung von Chromosomen

O. Rosenberg

Botanisches Institut der Universität Stockholm

Wenn wir die Organismenwelt, und ganz besonders die pflanzliche, in bezug auf ihre zytologische Konstitution betrachten, fällt es manchmal auf, daß die Zahl der Chromosomen, die für eine gegebene Art oder Sippe ja konstant ist, in verschiedenen Spezies einer Gattung oder Familie Verschiedenheiten zeigt, die oft als Multipeln einer gemeinsamen Grundzahl aufgefaßt werden können. Diese zuerst von Winge (1917) diskutierte Erscheinung findet man in vielen Pflanzengattungen realisiert. So z. B. findet man in der Gattung *Rosa* nach Täckholms (1920, 1922) sowie Blackburns und Harrisons (1924) Untersuchungen Arten mit den Chromosomenzahlen 14, 21, 28, 35, 42 und 56, alles Vielfache der Grundzahl 7. Bei *Senecio* nach Afzelius (1924) 10, 20, 40, 50, 60 und 180. Bei *Nymphaea* hat Langlet erst neulich nach mündlicher Mitteilung die folgenden Zahlen gefunden: 28, 56, 84, 112 und 224, also Multipeln von 14. In der *Nymphaea*-Spezies mit 224 Chromosomen sind also 16 Chromosomensätze, je mit 14 Chromosomen, im Kern vorhanden. Man hat für diese Erscheinung den Begriff Polyploidie geschaffen.

Eine bestimmte Anzahl von Chromosomen mit bestimmtem Gehalt an Genen ist für die Art, resp. Sippe charakteristisch und zusammen für deren äußere Gestaltung verantwortlich. Werden der Chromosomensatz oder die Gene in der einen oder anderen Weise verändert, bedeutet dies oft eine Veränderung der Qualitäten der Sippe. Wir denken z. B. an die interessanten tetraploiden *Solanum*-Chimären Winklers (1916) oder andere plötzlich entstandene Gigas-Formen; Blakeslees (1922) interessante *Datura*-Mutanten gehören auch hierher.

Es ist verständlich, daß die Tatsache, daß Arten einer Gattung durch multiple Chromosomenzahlen unterscheidbar sind, die wichtige

Frage aufwirft, ob nicht ein Zusammenhang zwischen der Polyploidie und der Artbildung besteht; ob nicht hier ein Weg gefunden ist, die Entstehung der Arten zu erklären. Eine solche Annahme muß aber genau geprüft und vor allem sehr kritisch analysiert werden.

Wir haben dabei zuerst zu untersuchen, ob man experimentell eine Veränderung des Chromosomensatzes herbeiführen kann. Dann ist es notwendig, durch eine zytologische Analyse den Teilungsmechanismus für eine solche Veränderung zu verfolgen. Schließlich hat man die Wirkungsweise und Bedeutung der Vervielfältigung des Chromosomensatzes durch eine genetische Analyse klarzulegen.

Ich werde im folgenden kurz auf diese Fragen eingehen, und als Zytologe werde ich dabei hauptsächlich zu prüfen haben, ob die in der Literatur vorliegenden Beispiele einer zytologischen Erklärung zugänglich sind.

In der neueren Literatur gibt es nun mehrere Beispiele, wo durch experimentelle Behandlung Chromosomenvermehrungen in einer Sippe hervorgerufen wurden, die vielfach denjenigen der polyploiden Arten entsprechen.

Ich werde hier kurz einige Fälle anführen, von denen einige später näher berücksichtigt werden sollen.

Durch Störung der vegetativen Teilung unter der Einwirkung von niedrigen Temperaturen, Narcotica u. dgl. gelingt es oft, die Chromosomenzahl auf das Doppelte zu erhöhen. Gerassimow (1902) hat das schon längst für *Spirogyra* gezeigt, und F. v. Wettstein (1923) hat in dieser Weise bivalente Moosrassen bekommen. Auch Protonema-Bildung aus dem Moos-Sporophyt gibt ein ähnliches Resultat. Winklers Pfropfchimärenversuche gaben u. a. auch bivalente Individuen aus den Kallusgeweben, wahrscheinlich wohl durch Verschmelzung zweier vegetativen Kerne.

Auch die Reduktionsteilung läßt sich derart durch Narcotica beeinflussen, daß hier und da diploide Gameten, d. h. Gameten mit der vegetativen Chromosomenzahl entstehen. Das geht aus F. v. Wettsteins (1923), Michaelis (1926) u. a. Versuchen hervor.

Ein ganz besonderes Interesse für unsere Frage beanspruchen aber solche Fälle, wo durch Spezies-Kreuzungen polyploide Rassen entstehen. Solche Fälle werden wir hier etwas näher zu analysieren haben. Heirher gehört vor allem das klassische Beispiel *Primula Kewensis*, eine konstante, tetraploide Rasse, aus der Kreuzung *Primula verticillata* und *floribunda*. Dann gehören hierher Clausens und Goodspeeds (1925)

Nicotiana, Tschermaks und Bleiers (1926) *Aegilotriticum*, J. Clausens (1926) *Viola*, Federleys (1913) *Pygaera*, Blakeslees *Datura*-Rassen, und schließlich Karpetschenkos (1926) *Raphanus-Brassica*-Versuche. In einigen dieser Fälle handelt es sich wohl um die Bildung diploider Gameten in beiden Geschlechtern, durch deren Vereinigung polyploide Rassen entstanden.

Einige Fälle mögen hier etwas näher besprochen werden, da sie besonders instruktiv sind.

Unter den vielen Spezies-Kreuzungen, die Clausen und Goodspeed ausgeführt haben, zeigte eine ganz besonders eigenartige Nachkommen. Die experimentellen Daten sind die folgenden: Zwei *Nicotiana*-Spezies, *glutinosa* und *tabacum*, mit 12 resp. 24 haploiden Chromosomen, gaben, gekreuzt, eine ziemlich stark sterile F_1 . F_2 von einem teilweise sterilen Individuum gab geselbstet 65 Individuen, die ziemlich fertil und morphologisch beinahe mit F_1 identisch waren. Die zytologische Untersuchung ergab, daß die diploide Chromosomenzahl 72, statt der erwarteten 36, war. Die P.M.Z. zeigten regelmäßige Reduktionsteilung mit 36 Gemini. Eine neue hexaploide, konstante Form ist also entstanden.

Ein anderer ähnlicher Fall gibt die bekannte *Aegilotriticum*, aus Tschermaks und Bleiers Kreuzung zwischen *Triticum* und *Aegilops*. Diese Kreuzung ist meistens steril, aber es gelang Tschermak, eine fertile und konstante Form zu erziehen. In zwei Kreuzungen entstanden neben den fast sterilen Formen Pflanzen, welche bereits in F_1 in hohem Maße fertil waren und sich in weiteren Generationen unmittelbar konstant zeigten. Eine Kreuzung zwischen *Aegilops ovata* und *Triticum dicoccum* lieferte einen fruchtbaren Bastard, aus dem sechs Generationen gezüchtet wurden, welche ausnahmslos der F_1 -Pflanze vollkommen gleich waren.

Die Gameten beider Elternpflanzen hatten je 14 Chromosomen. Man sollte dann die Chromosomenzahl 28 in den Nachkommen erwarten. Eine zytologische Untersuchung der F_5 - und F_6 -Generation ergab aber die Zahl 56 in den somatischen Zellen und die Reduktionsteilung folgt im allgemeinen in normaler Weise mit 28 Gemini. Eine neue, morphologisch wie zytologisch konstante Form wurde also gebildet.

Obwohl nicht experimentell geprüft, scheint doch der von Blackburn und Harrison (1924) untersuchte Bastard *Rosa Wilsoni* in dieselbe Kategorie zu gehören. Die zytologische Beschaffenheit der Elternpflanzen *Rosa tomentosa* und *pimpinellifolia* läßt die Chromosomenzahl 21

in dem Bastard vermuten. Die Zahl ist aber 42 und eine Verdoppelung der Chromosomenzahl ist also irgendwo eingetreten.

Die Zeit gestattet nicht, weitere Beispiele vorzuführen. Es sei nur kurz auf die interessanten Hyacinthen-Formen de Mols (1921) und S. Bremers (1924) *Saccharum* hingewiesen.

Die Frage ist jetzt: Wie soll man diese Verdoppelung der Chromosomenzahl zytologisch erklären.

Es ist ja keine so seltene Erscheinung, daß in Wurzelspitzen verschiedener Pflanzen Gruppen von Zellen angetroffen werden, deren Kerne eine doppelt so hohe Chromosomenzahl zeigen wie die für die Sippe charakteristische. Und die klassischen Untersuchungen von Némec u. a. zeigen, daß durch Narcotica u. dgl. auch Polyploidie hervorgerufen werden kann. Auch bei der Gametenbildung zeigt es sich, daß verschiedene äußere Einflüsse, wie Temperaturveränderung, Narcotica bestimmend auf den Verlauf der Reduktionsteilung einwirken können. In den letzten Jahren ist ein reiches, vielfach gut analysiertes Tatsachenmaterial zusammengebracht worden, das eine Erklärung vieler dieser Fragen geben kann.

Es sind natürlich viele Möglichkeiten vorhanden. Man könnte an dispermatische Befruchtung denken. In den eben genannten Fällen ist dies wohl weniger wahrscheinlich. Sodann ist die Auffassung von verschiedenen Forschern ausgedrückt worden, daß kurz nach der Befruchtung eine Verdoppelung der Chromosomenzahl durch eine unterdrückte Kernteilung herbeigeführt werde. Dies ist auch wohl für gewisse Fälle sehr möglich.

Mehr und mehr kommt man aber zu der Auffassung, daß die Polyploidie in vielen Fällen durch Vereinigung von diploiden Gameten zustande gekommen ist und die Frage ist dann, wie können diploide Gameten entstehen.

Wie eben gesagt, können diploide Gameten durch Einwirkung von niederen Temperaturen u. dgl. entstehen. Auch in gewissen Bastarden und apogamischen Pflanzen ist sehr oft diploide Gametenbildung nachgewiesen worden. Eine Untersuchung der Reduktionsteilung solcher Pflanzen könnte dann Aufschluß über die Entstehungsweise diploider Gameten geben.

In den Pollenmutterzellen von Spezies-Bastarden und apogamischen Pflanzen verläuft die heterotypische Teilung ja oft sehr unregelmäßig, wie z. B. bei *Hieracium*. Die Geminibildung findet nicht oder nur sehr spärlich statt. Es folgt statt dessen eine sog. semiheterotypische Teilung

(Rosenberg 1917, 1927), wobei die Chromosomen mehr zufälligerweise zu dem einen oder anderen Pole geführt werden. Das Resultat wird eine sehr unregelmäßige Verteilung der Chromosomen auf die Tochterkerne, und die Pollenzellen degenerieren schließlich. In vielen Fällen wird aber eine solche semiheterotypische Teilung eingeleitet, aber oft nicht zu Ende gebracht wegen des Eingreifens eines anderen Teilungsmodus. In der Metaphase oder etwas später wird die Spindelfigur durch eine neue Kernmembran vom Plasma abgegrenzt und ein neuer Kern konstituiert, ein sog. Restitutionskern, oder monozentrische Kernbildung. In den Chromosomen tritt darauf Längsspaltung ein, und sie erhalten die Gestalt von Interkinese-Chromosomen. Der Pollenmutterzellkern geht also in eine Interkinese über, ohne die heterotypische Teilung zu vollenden. Dann folgt eine durchaus regelmäßige homöotypische Teilung mit der diploiden Anzahl von Chromosomen. Das Resultat sind zwei Zellen mit je einem diploiden Kern, sog. Dyaden, die die Pollenzellen darstellen.

Wir finden also, daß hier ein Weg gegeben ist, um die Entstehung diploider Gameten zu erklären. Durch Caranos Untersuchungen an *Erigeron* wissen wir, daß auch in den Embryosackmutterzellen Restitutionskerne gebildet werden und also diploide Eizellen.

Eine wichtige Voraussetzung der Restitutionskernbildung ist ja, daß die erste, die heterotypische Teilung gestört wurde, was sich durch mehr oder weniger vollständiges Unterbleiben der Geminibildung äußert. Die Teilung wird rückgängig und von der homöotypischen Teilung ersetzt. In dem einzigen Kern werden alle mehr oder weniger univalenten Chromosomen eingeschlossen und so ein einziger diploider Pollenmutterzellkern gebildet.

In vielen Arbeiten über Bastardzytologie der letzten Jahre finden sich auch Angaben, die auf einen solchen Teilungsvorgang hindeuten.

Unregelmäßige Reduktionsteilung bei Spezies-Bastarden ist ja eine sehr allgemeine Erscheinung. Dabei ist das Vorkommen von Dyadenzellen mit Riesenkernen besonders bemerkenswert. Daß diese Dyadenzellen einer Restitutionskernbildung ihre Entstehung verdanken, ist sehr wahrscheinlich. Kihara, Yasui u. a. haben ähnliche Stadien beschrieben und abgebildet.

Auch durch niedere Temperaturen und Narcotica werden Pollenmutterzellen in Dyadenzellen umgebildet, welche diploid sind.

Daß wirklich fertile Gameten durch einen solchen Restitutionsprozeß gebildet werden können, das geht mit aller Wahrscheinlichkeit

aus den schönen Untersuchungen von Belling und Blakeslee (1923), Clausen und Mann (1924) über haploide Formen von *Datura*, resp. *Nicotiana*, hervor. Wie diese entstanden sind, ob durch Parthenogenese oder dgl., bleibt noch auszuforschen. Die Vorgänge sind kurz die folgenden: *Datura* hat als somatische Chromosomenzahl 24, haploid also 12. In einigen Kulturen entstanden Individuen mit nur 12 Chromosomen. Bei der Reduktionsteilung zeigten sich große Unregelmäßigkeiten, die sehr an die heterotypische Teilung erinnern. Es werden u. a. Dyadenzellen aus den Pollenmutterzellen gebildet, und zwar in derselben Weise wie bei *Hieracium*, also durch einen Restitutionsprozeß. Rückkreuzung gab einen Nachkommen mit 24 Chromosomen. Die Gameten der haploiden Elternpflanze müssen also selbst 12 Chromosomen gehabt haben. In der haploiden *Nicotiana*-Form verläuft die Gametenbildung prinzipiell in derselben Weise.

Wir haben also einen Weg gefunden, um eine Verdoppelung der Chromosomenzahl in den Gameten zu erklären.

Es ist indessen sehr wohl möglich, daß eine Verdoppelung der Chromosomenzahl im Nachkommen einer Kreuzung auch in anderer Weise realisiert werden kann. Wir erinnern uns, daß in somatischen Geweben nicht selten Kernteilungsbilder mit verdoppelter Chromosomenzahl angetroffen werden können. *Spinacia* und *Cannabis* geben instructive Beispiele dafür. Litardière (1926) hat eine sehr eigentümliche Teilungsart beschrieben, die aber noch nicht ganz aufgeklärt ist, aber möglicherweise als ein doppelter Längsspaltungsprozeß aufgefaßt werden könnte. Es wäre sehr wohl möglich, daß bei der Entstehung des Embryo während der ersten Zellteilungen etwas ähnliches vorkäme und dadurch eine polyploide, zytologisch konstante Rasse entstünde.

Einen dritten Weg hat Fräulein Ljungdahl als Resultat ihrer *Papaver*-Kreuzungen nachgewiesen. Eine Kreuzung zwischen zwei Arten mit 7, resp. 35 Chromosomen gab eine F_1 -Generation mit 42 Chromosomen. Die Grundzahl ist hier sicher 7, und es sind also 6 Genome zusammengeführt worden. In der folgenden Reduktionsteilung war die Geminibildung vollständig. Es wurden 21 Gemini gebildet, also eine Paarung hat stattgefunden teils zwischen homologen artfremden Chromosomen, teils aber auch zwischen den Genomen des 35-chromosomigen Elter. Etwas ähnliches hat auch Frau Haase-Bessel für *Antirrhinum* gezeigt. Es werden dadurch diploide Gameten gebildet und durch deren Vereinigung eine neue konstante Rasse.

Es erhebt sich nun die Frage, ob Fälle, wie die obengenannten *Nicotiana*- und *Aegilotriticum*-Beispiele, wo eine Chromosomenverdopplung nach Bastardierung konstatiert wurde, eine zytologische Erklärung in analoger Weise zulassen.

Die experimentelle und zytologische Untersuchung ergab, daß konstante polyploide Sippen geschaffen wurden. Wie diese Chromosomenerhöhung zustande gekommen ist, das ist aber für diese Fälle noch nicht bekannt. Es lassen sich nur Vermutungen äußern. Vielleicht könnte bei der Reduktionsteilung in F_1 eine Störung der Geminibildung eintreten, und so könnten Restitutionskerne entstehen. Es könnte auch ein derartiger Teilungsprozeß während der ersten Teilungen des Embryo vorkommen, eine Ansicht, die besonders Clausen vertreten hat. Wir haben in Karpetschenkos (1927) Vererbungsexperimenten und zytologischen Untersuchungen an Rettich-Kohl-Bastarden einen sehr interessanten Fall, wo eine wirkliche, beinahe exakte Erklärung der Entstehungsweise der polyploiden Formen möglich ist. Da dieser Fall ganz besonders instruktiv ist, möchte ich etwas näher darauf eingehen. — Die experimentellen Daten sind kurz die folgenden:

F_1 -Pflanzen aus der Kreuzung *Raphanus sativus* \times *Brassica oleracea* waren teilweise fertil. Eine Anzahl F_2 -Pflanzen gelangte zur Blüte. Der größte Teil von ihnen war identisch mit F_1 , während ein anderer Teil F_2 -Pflanzen einen intermediären Habitus zwischen F_1 und *Raphanus* besaß. Die zytologische Untersuchung ergab, daß unter den mit F_1 identischen Pflanzen einige tetraploid waren, während die intermediären triploid waren. *Brassica* und *Raphanus* haben beide 9 als Haploidzahl. Die F_1 -Pflanzen hatten also die Chromosomenzahl 18. Die Reduktionsteilung in F_1 zeigte viele Unregelmäßigkeiten: keine Geminibildung, unregelmäßige Verteilung der Chromosomen und meistens Degeneration der Pollenzellen. Daneben fanden sich Reduktionsteilungstypen, wodurch schließlich diploide und auch tetraploide Pollenzellen geschaffen wurden.

Die diploiden Pollenzellen wurden genau nach demselben Schema wie in dem eben genannten *Hieracium*-Beispiel gebildet. Die gestörte heterotypische Teilung hat die Bildung von Restitutionskernen ausgelöst. Es werden Dyadenzellen gebildet mit der diploiden Chromosomenzahl. Findet derselbe Vorgang bei der Embryosackbildung statt, so ist dadurch eine befriedigende Erklärung der Bildung von tetraploiden F_2 -Pflanzen gegeben. Die Triploiden sind natürlich durch Vereinigung von haploiden und diploiden Gameten entstanden.

Die tetraploiden Pollenzellen entstehen nach Karpetschenko in folgender Weise: Durch unterbliebene Zellteilung während der letzten, vor der Reduktionsteilung stattfindenden Kernteilung werden zweikernige Pollenmutterzellen geschaffen, jeder Kern mit 18 Chromosomen. In der heterotypischen Metaphase verschmelzen die Kernspindeln zu einer mit 36 univalenten Chromosomen. Es folgt Längsspaltung der Chromosomen und Dyadenbildung mit zwei Pollenzellen, je mit 36 Chromosomen.

Die tetraploiden Pflanzen sind nun völlig fertil, spalten nicht, sind also konstant. Die Reduktionsteilung verläuft normal.

Wir haben also hier einen sehr instruktiven Fall, wo ganz unzweideutig gezeigt wird, wie nach Bastardierung neue konstante Formen entstehen können.

Wir wollen nunmehr die besprochenen experimentellen Ergebnisse und Tatsachen überblicken.

Die bekannten Fälle von Chromosomenverdoppelung lassen sich in zwei Gruppen einordnen: einerseits Fälle, wo zwei homologe Genome verdoppelt werden; anderseits Polyploidie durch Verdoppelung von Bastard-Genomen. Es gibt auch wohl Zwischenstufen beider. Beide können zu zytologisch konstanten Formen führen. Verdoppelung von Genomen eines Bastards führt zu neuen, konstanten Bastardkombinationen.

Durch die zytologischen Untersuchungen sind außerdem Teilungsmechanismen aufgefunden worden, die eine befriedigende Erklärung dieser Polyploidie geben können.

Für die Konstitution einer Art ist freilich unter anderem die Konstanz der Chromosomenzahl vorauszusetzen. Und diese Konstanz hängt äußerst mit einer regelmäßigen Verteilung der Chromosomen während der Reduktionsteilung zusammen. Was haben die obigen Tatsachen aber ergeben? Eigentlich nur eine befriedigende Erklärung der Entstehung der Zahlenverhältnisse verwandter Sippen und auf eine Möglichkeit hingewiesen, ein Festhalten einer Neukombination von Genen zu erklären.

Wir haben die Herstellung des Substrates für das Manövrieren der Gene einigermaßen erklären können, Wege gefunden, um dieselbe zu verstehen. Was aber für die Art im übrigen konstituierend ist, ihre verschiedenen Qualitäten, ihre Lebensfähigkeit in der Konkurrenz usw., bleibt uns noch unklar. Hier müssen noch zahlreiche, in großem Maßstab angestellte genetische und zytologische Versuche angestellt werden.

Immerhin können wir schließlich doch ruhig sagen, daß wir durch die neuen experimentellen Tatsachen sehr viel näher zu einer experimentellen Wiederholung oder Nachahmung eines der Prozesse gelangt sind, die zur Artbildung führen können.

Literatur

- Afzelius, K.: Embryologische und cytologische Studien in *Senecio* und verwandten Gattungen. Acta horti Bergiana 8, 1924.
- Belling, J. and A. F. Blakeslee: The reduction division in haploid, diploid, triploid, tetraploid *Daturas*. Proc. of the nat. acad. of sciences (U.S.A.), 9, 1923.
- Blackburn, K. B.: Chromosomes and classification in the genus *Rosa*. Ebenda 59, 1925.
- Blackburn, K. B. and J. W. Harrison: Genetical and cytological studies in hybrid roses. I. The origin of a fertile hexaploid form in the *pimpinellifoliae-villosae* crosses. Brit. journ. of exp. biol. I, 1924.
- Blakeslee, A. F.: Variations in *Datura* due to changes in chromosomes number. Americ. naturalist 56, 1922.
- Bleier, H.: Chromosomenstudien bei der Gattung *Trifolium*. Jahrb. f. wiss. Botanik, 64.
- Bremer, G.: Een cytologisch onderzoek van eenige soorten en soortbastarden van het geslacht *Saccharum*. Proefschr. s'Gravenhage 1921.
- The cytology of the sugar-cane. Genetica 6, 1924.
- Carano, E.: Osservazioni sul meccanismo di divisione della cellula madre del sacco embrionale nelle piante apogame. Acc. d. Lincei. Roma 1924.
- Clausen, J.: Increase of chromosome numbers in *Viola* experimentally induced by crossing. Hereditas 5, 1924.
- Clausen, R. E. and T. H. Goodspeed: Interspecific Hybridisation in *Nicotiana*. II. A tetraploid *Glutinosa-Tabacum* Hybrid. An Experimental Verification of Wings Hypothesis. Genetics 10, 1925.
- Clausen, R. E. and M. C. Mann: Inheritance in *Nicotiana Tabacum*. V. The occurrence of haploid plants in interspecific progenies. Proc. of the nat. acad. of sciences (U.S.A.) 10, 1924.
- Digby, L.: The cytology of *Primula Kewensis* and of other related *Primula*-hybrids. Ebenda 36, 1912.
- Federley, H.: Das Verhalten der Chromosomen bei der Spermatogenese der Schmetterlinge *Pygaera anachoreta*, *curtula* und *pigra* sowie einiger ihrer Bastarde. Zeitschr. f. indukt. Abstammungs- u. Vererbungslehre 9, 1913.
- Gerassimonow, J. J.: Die Abhängigkeit der Größe der Zelle von der Menge ihrer Kernmasse. Zeitschr. f. allgem. Physiol. 1, 1902.
- Haase-Bessell, G.: Digitalisstudien II. Zeitschr. f. indukt. Abstammungs- u. Vererbungslehre, 1921.
- Karpetschenko, G. D.: The production of Polyploid gametes in hybrids. Hereditas 1927.

- Kihara, H.: Cytologische und genetische Studien bei wichtigen Getreidearten. Mem. of coll. of sc. Kyoto, 1924.
- Litardière, R. de: Sur l'existence de figures didiploides dans le meïsteme radicaire du *Cannabis sativa* L. La Cellule 1925.
- Ljungdahl, H.: Über die Herkunft der in der Meiosis konjugierenden Chromosomen bei *Papaver*-Hybriden. Svensk Bot. Tidskr. 1924.
- Michaelis, P.: Über den Einfluß der Kälte auf die Reduktionsteilung von *Epilobium*. Planta 1926.
- de Mol, W. E.: De l'existence de variétés hétéroploïdes de l'*Hyacinthus orientalis*. Arch. néerl d. sc. elate. et nat. 1921.
- Rosenberg, O.: Die semiheterotypische Teilung und ihre Bedeutung für die Entstehung verdoppelter Chromosomenzahlen. Hereditas VIII 1926 bis 1927.
- Täckholm, G.: Cytologische Studien über die Gattung *Rosa*. Acta Horti Bergiani, 1922.
- Tschermak, E. und H. Bleier: Über fruchtbare *Aegilops*-Weizenbastarde. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., 1926.
- v. Wettstein, F.: Kreuzungsversuche mit multiploiden Moosrassen. Biol. Zentralbl. 1923.
- Winge, A.: The chromosomes, their numbers and general significance. Carlsberg Lab. 1917.
- Winkler, H.: Über die experimentelle Erzeugung von Pflanzen mit abweichenden Chromosomenzahlen. Zeitschr. f. Bot. 1916.

Geographische Genzentren unserer Kulturpflanzen

N. I. Vavilov

Institut für angewandte Botanik, Leningrad

(Mit 6 Textfiguren)

Linnésche Arten als Formensysteme

Untersuchungen über die erbliche Variabilität und das Studium des Rassenbestandes (Sortenbestandes) einzelner Linnéscher Arten verschiedener Kulturpflanzen haben den Verfasser zur Feststellung von Regelmäßigkeiten in der Formenbildung geführt, die von ihm als „Das Gesetz der homologischen Reihen in der erblichen Variabilität“ bezeichnet worden sind¹⁾.

Wie es sich auf Grund von Untersuchungen erwiesen hat, sind die Linnéschen Arten keine zufällige Zusammenstellung von Rassen, sondern komplizierte bestimmte Formensysteme, die in den einander nahestehenden Arten und Gattungen frappante Ähnlichkeit zwischen den Variationsreihen aufweisen.

Gegenwärtig haben wir die Zusammenstellung der Variabilitäts-schemata innerhalb der Linnéschen Arten der wichtigsten botanischen Familien, zu denen unsere Kulturpflanzen gehören, zu Ende geführt.

Als Beispiel solcher Systeme wollen wir im folgenden das Schema der Zusammensetzung der Linnéschen Arten der wichtigsten Getreidearten anführen. Vorläufig sind solche Schemata nur Systeme phänotypischer Variabilität. Für eine verhältnismäßig nur geringe Anzahl von Merkmalen hat die experimentelle Genetik Formeln der genotypischen Zusammensetzung festgestellt, aber auch schon gegenwärtig unterliegt es keinem Zweifel, daß diese Regelmäßigkeiten in allgemeinen Zügen auch auf die Gensysteme, auf die genotypische Variabilität, anwendbar sind.

Die Untersuchungen der Variabilität oder des Systems der varii-

¹⁾ N. Vavilov, „Das Gesetz der homologischen Reihen in der erblichen Variabilität“. Bulletin des III. Allrussischen Selektionskongresses, Saratow, 1920.

N. Vavilov, „The Law of Homologous Series in Variation“. Journal of Genetics, 1922.

Allgemeines Schema der Sortenvariation der zu der Familie *Gramineae* gehörigen Arten

Erblich variierende Merkmale	<i>Secale cereale</i> L. Roggen	<i>Triticum sativum</i> Asch. et Gr. Weizen	<i>Hordeum sativum</i> Jessen Gerste	<i>Avena sativa</i> L. Hafer	<i>Panicum miliaceum</i> L. Hirse	<i>Andropogon Sorghum</i> Brot. Sorghum	<i>Zea mays</i> L. ¹⁾ Mais	<i>Oryza sativa</i> Körn. Reis
Der Blütenstand								
Vergliederung der Ährchen und Blüten (Neigung zur Selbstausaat):								
Ährchen und Blüten streuen beim Reifen (Typ. <i>spontanum</i>)	+	+	+	+	+		+ ²⁾	+
Ährchen und Blüten streuen nicht	+	+	+	+	+	+	+	+
Bespelzung:								
Korn bespelzt (in die Deck- und Blütenspelzen fest eingeschlossen)	+	+	+	+	+	+	+	+
Korn nackt (wird beim Dreschen von den Spelzen befreit)	+	+	+	+	+	+	+	+
Dichtheit:								
Kompakt	+	+	+	+	+	+	+	+
Lose	+	+	+	+	+	+	+	+
Mittelständig	+	+	+	+	+	+	+	+
Begrannung:								
Ährchen begrannt	+	+	+	+		+		+
Ährchen unbegrannt . . .	+	+	+	+	+	+		+
Ährchen halbgrannig . . .	+	+	+	+				
Ährchen mit deformierten Grannen (Typ. <i>furcatum</i>)		+	+					

1) In Betracht gezogen werden nicht nur die Variationen der Kolben, sondern auch der männlichen Blütenstände.

2) Bei *Euchlaena mexicana*, die mit *Zea mays* fruchtbare Bastarde ergibt.

Erblich variierende Merkmale	<i>Secale cereale</i> L. Roggen	<i>Triticum sativum</i> Asch. et Gr. Weizen	<i>Hordeum sativum</i> Jessen Gerste	<i>Avena sativa</i> L. Hafer	<i>Panicum miliaceum</i> L. Hirse	<i>Andropogon Sorghum</i> Brot. Sorghum	<i>Zea mays</i> L. ¹⁾ Mais	<i>Oryza sativa</i> Körn. Reis
Charakter der Grannen:								
Grob	+	+	+	+		+		+
Geschmeidig	+	+	+	+		+		+
Farbe der Deck- und Blüten- spelzen:								
Weiß (strohgelb)	+	+	+	+	+	+	+	+
Rot	+		+	+	+	+	+	+
Schwarz	+		+	+	+	+	+	+
Violett (Anthocyan)	+		+	+	+	+	+	+
Behaarung der Deck- und Blütenspelzen:								
Behaart	+	+	+	+		+	+	+
Unbehaart	+	+	+	+	+	+	+	+
Spindel:								
Einfach	+	+	+				+	
Verzweigt	+	+	+				+	
Behaarung der Spindel und Blütenstengel:								
Stark behaart	+	+	+	+	+	+	+	
Unbehaart		+		+	+	+	+	
Schwach behaart	+	+	+	+	+	+	+	
Wachsanflug:								
Vorhanden	+	+	+	+	+	+	+	+
Nicht vorhanden	+	+	+	+	+	+	+	+

¹⁾ In Betracht gezogen werden nicht nur die Variationen der Kolben, sondern auch der männlichen Blütenstände.

Erblich variierende Merkmale		<i>Secale cereale</i> L. Roggen	<i>Triticum sativum</i> Asch. et Gr. Weizen	<i>Hordeum sativum</i> Jessen Gerste	<i>Avena sativa</i> L. Hafer	<i>Panicum miliaceum</i> L. Hirse	<i>Andropogon Sorghum</i> Brot. Sorghum	<i>Zea mays</i> L. ¹⁾ Mais	<i>Oryza sativa</i> Körn. Reis
Das Korn									
Färbung:									
Weiß		+	+	+		+	+	+	+
Rot		+	+	+			+	+	+
Grün (grau-grün)		+	+	+		+		+	+
Schwarz		+		+			+	+	+
Violett (Anthocyan) . . .		+	+	+			+	+	+
Form:									
Rundlich		+	+	+	+	+	+	+	+
Länglichlich		+	+	+	+	+	+	+	+
Größe:									
Groß		+	+	+	+	+	+	+	+
Klein		+	+	+	+	+	+	+	+
Konsistenz des Korns:									
Glasig		+	+	+	+	+	+	+	+
Mehlig		+	+	+	+	+	+	+	+
Wächsern			+				+	+	
Vegetative Merkmale									
Bau des Blattes:									
Blätter mit Ligula		+	+	+	+	+	+	+	+
Blätter ohne Ligula . . .		+	+		+			+	+
Füllung des Strohs:									
Hohl		+	+	+	+	+	+		+
Gefüllt		+	+				+	+	

¹⁾ In Betracht gezogen werden nicht nur die Variationen der Kolben, sondern auch der männlichen Blütenstände.

Erblich variierende Merkmale	<i>Secale cereale</i> L. Roggen	<i>Triticum sativum</i> Asch. et Gr. Weizen	<i>Hordeum sativum</i> Jessen Gerste	<i>Avena sativa</i> L. Hafer	<i>Panicum miliaceum</i> L. Hirse	<i>Andropogon Sorghum</i> Brot. Sorghum	<i>Zea mays</i> L. ¹⁾ Mais	<i>Oryza sativa</i> Körn. Reis
Färbung der jungen Saaten:								
Violett (mit Anthocyan)	+	+	+	+	+	+	+	+
Grün	+	+	+	+	+	+	+	+
Form der Pflanze:								
Gedrängt	+	+	+	+	+	+	+	+
Auseinanderfallend	+	+	+	+	+	+	+	+
Behaarung des Stengels unter der Ähre:								
Unbehaart	+	+	+					
Behaart	+	+	+					
Behaarung der Blattscheide:								
Unbehaart	+	+	+	+	+	+	+	+
Behaart	+	+	+	+	+	+	+	
Wachsanflug auf Stengeln und Blättern:								
Mit Wachsanflug	+	+	+	+		+	+	+
Ohne Wachsanflug	+	+	+	+	+	+	+	+
Dicke des Strohs								
Dick	+	+	+	+	+	+	+	+
Dünn	+	+	+	+	+	+	+	+
Höhe der Pflanze:								
Hoch	+	+	+	+	+	+	+	+
Zwergartig		+	+	+		+	+	+
Mittelständig	+	+	+	+	+	+	+	+

¹⁾ In Betracht gezogen werden nicht nur die Variationen der Kolben, sondern auch der männlichen Blütenstände.

Erblich variierende Merkmale	<i>Secale cereale</i> L. Roggen	<i>Triticum sativum</i> Asch. et Gr. Weizen	<i>Hordeum sativum</i> Jessen Gerste	<i>Avena sativa</i> L. Hafer	<i>Panicum miliaceum</i> L. Hirse	<i>Andropogon Sorghum</i> Brot. Sorghum	<i>Zea mays</i> L. ¹⁾ Mais	<i>Oryza sativa</i> Körn. Reis
Farbe des Strohs:								
Gelb	+	+	+	+	+	+	+	+
Violett (Anthocyan) . . .	+	+	+	+	+	+	+	+
Farbe des Blattes:								
Dunkelgrün	+	+	+	+	+	+	+	+
Hellgrün	+	+	+	+	+	+	+	+
Biologische Merkmale								
Lebensweise:								
Winterform	+	+	+	+		+	+	
Sommerform	+	+	+	+	+	+	+	+
Reifezeit:								
Spätreifend	+	+	+	+	+	+	+	+
Frühreifend	+	+	+	+	+	+	+	+
Charakter des Blühens:								
Offen	+	+	+	+	+	+		
Geschlossen	+	+	+	+				
Unterschiede in der Empfänglichkeit gegen spezialisierte Pilze:								
Gegen Brand	+	+	+	+	+	+	+	
Gegen Rost	+	+	+	+		+		+
Bildung von Albinos	+	+	+	+		+	+	+

¹⁾ In Betracht gezogen werden nicht nur die Variationen der Kolben, sondern auch der männlichen Blütenstände.

renden Merkmale innerhalb der Linnéschen Arten der Kulturpflanzen und der ihnen am nächsten stehenden wilden Arten veranlaßte den Verfasser naturgemäß, nach den fehlenden Gliedern in den Systemen zu forschen und führte ihn zu dem Problem der Lokalisierung derjenigen geographischen Zentren, wo sich die Herde der Sortenmannigfaltigkeit befinden. Naturgemäß erhob sich die Frage, wo, in welchen Gebieten sich das Genzentrum der betreffenden Pflanze befindet. Gibt es auf der Erde solche Zentren, oder ist der Vorgang der Formenbildung nicht vielleicht räumlich zerstreut? Logisch sind wir bei dem alten Problem des Ursprungs oder der Urheimat der Kulturpflanzen angelangt, jedoch mit neuen, völlig konkreten Aufgaben. Von seiner Lösung hängen nicht nur unsere Vorstellungen von dem System der Variabilität der Linnéschen Arten ab, sondern in bedeutendem Maße auch die praktische Arbeit des Selektionärs, denn die Lösung der Frage nach der Urheimat der einen oder anderen Pflanze, so wie sie von uns gestellt wird, bedeutet eine Ermittlung und Beschaffung des den Ausgangspunkt bildenden Sortenmaterials der Gene der Kulturpflanzen.

Man sollte glauben, daß in den zahlreichen alten historisch-archäologischen und botanischen Untersuchungen genügende Nachrichten über die Urheimat wenigstens der wichtigsten Kulturpflanzen zu finden wären. Die konkrete Fragestellung zeigt jedoch sofort, wie schematisch und ungenau die alten Feststellungen sind. Nicht nur die historisch-archäologischen, sondern sogar die botanischen Untersuchungen des vorigen Jahrhunderts differenzierten nicht genügend die Linnéschen Arten, geschweige denn die Rassen und Varietäten. Das faktische Studium der Weltgeographie der Sorten und Varietäten hat in den meisten Fällen keine Übereinstimmung der wirklichen Lage der Varietätszentren, der Zentren der Formenbildung der Kulturpflanzen, ergeben, selbst nicht mit ihrer klassischen Feststellung durch de Candolle. Bis in die jüngste Zeit hat es der Botaniker mit Arealen ganzer Sammelarten zu tun gehabt, ohne jedesmal einen strengen Unterschied sogar zwischen einzelnen Arten einzelner Pflanzen zu machen. Der gegenwärtige Stand des Wissens verlangt, daß bei der Lösung derartiger Probleme vor allen Dingen eine strenge Differenzierung der einzelnen genotypischen Gruppen durchgeführt wird. Wenn es zum Beispiel früher möglich war, von der Urheimat des Hafers im allgemeinen zu reden, so muß jetzt das Problem geteilt und die Genesis seiner einzelnen Gruppen, wie *Avena sativa*, *A. byzantina*, *A. strigosa*, *A. abyssinica*,

die so scharf differenziert sind, daß ihre Kreuzung keine Hybriden ergibt, festgestellt werden.

Die konkrete, ja sogar utilitäre Fragestellung hat die Notwendigkeit mit sich gebracht, an eine völlige Durchsicht der alten Vorstellungen über den Ursprung der Kulturpflanzen zu gehen.

Unter einer positiven Lösung des Problems der Urheimat versteht der Verfasser die Feststellung der wirklichen Zentren der Formenbildung der Linnéschen Arten, der Mittelpunkte der Mannigfaltigkeit der Rassen, der Varietäten, genauer, der variierenden Merkmale, die Entdeckung der geographischen Mittelpunkte der Konzentrierung der Gene.

Die Expeditionen des Instituts für Angewandte Botanik

Zwecks einer konkreten Erforschung der Geographie der Gene und zwecks Sammlung uns interessierender Rassen ist im Laufe der letzten 12 Jahre von unserem Institut für Angewandte Botanik eine große Anzahl von Expeditionen sowohl innerhalb der U.S.S.R. als auch nach allen Gegenden der Welt organisiert worden. Diese Forschungen haben eine wesentliche Zurechtstellung unserer Kenntnisse der Rassenzusammensetzung der Arten der Kulturpflanzen und der Geographie der botanischen Varietäten und Rassen zur Folge gehabt, und gegenwärtig besitzen wir für viele Pflanzen konkrete Daten über den geographischen Mittelpunkt ihrer Formen.

Die von dem Institut für Angewandte Botanik durchgeführten Nachforschungen haben vor allen Dingen mit voller Klarheit das Vorhandensein einer deutlichen Lokalisation der Zentren der Formenvarietät festgestellt. Es ist gelungen, für viele Kulturpflanzen die ihnen eigene Konzentration der Anhäufung des Sortenreichtums festzustellen. Trotz des hohen Alters der Ackerbaukultur sowie der unausgesetzten Völkerwanderungen und der Kolonisation ist die Lokalisierung der Mannigfaltigkeitszentren in völliger Klarheit zutage getreten, und sie besitzt eine reale praktische Bedeutung, da sie die Möglichkeit bietet, über die Ressourcen, über den Vorrat an Genen, nämlich zu praktischen Selektionszwecken, zu verfügen.

Der Kaukasus, Afghanistan, Turkestan, das Bergland von China, einige an den Küsten des Mittelmeers gelegene Länder, Abessinien, Eritrea, Mexiko, Peru bergen, wie durch Forschungen festgestellt ist, eine Menge endemischer, d. h. dort allein bekannter Varietäten. In Gebirgen, in wenig zugänglichen Gegenden, in abgeschlossenen Ländern

Asiens und Afrikas, im Kaukasus, in den Kordilleren hat sich bis jetzt eine ungeheure Anzahl eigenartiger, den Europäern unbekannter Sorten erhalten. Bei eingehender Untersuchung der Verteilung der Varietäten sind Zentren mit wunderbarer Mannigfaltigkeit entdeckt worden, die nicht selten alle dem Europäer bekannten morphologischen Formen, alle variierenden Merkmale, dazu eine Reihe neuer ergänzender Formen einschließen, welche nicht bis zu uns gelangt sind.

Die Methode der Bestimmung der Zentren der Formenbildung der Kulturpflanzen (der Ursprungszentren)

Bei der Feststellung der Zentren der Formenbildung, der Mittelpunkte der Mannigfaltigkeit, wandten wir die von uns „differenziell botanisch-geographisch“ genannte Methode an. Sie besteht in folgendem:

1. Strenge Differenzierung der betreffenden Pflanze in Linnésche Arten und geographische Gruppen mittels verschiedener Methoden: der morphologisch-systematischen, hybridologischen, zytologischen, parasitären usw.
2. Bestimmung der Gebiete dieser Arten, womöglich in älterer Zeit, als der Verkehr schwieriger als in der Gegenwart war.
3. Eingehende Bestimmung der Zusammensetzung der Varietäten und Rassen jeder einzelnen Art und des allgemeinen Systems der erblichen Variabilität innerhalb der einzelnen Arten.
4. Feststellung der Verteilung der erblichen Mannigfaltigkeit der Formen der betreffenden Art nach Gebieten und Ländern; Feststellung der geographischen Zentren der Anhäufung von Mannigfaltigkeit. Die Gebiete maximaler Mannigfaltigkeit, die gewöhnlich ebenfalls eine Reihe endemischer Formen und Merkmale in sich schließen, werden dann eben die Zentren der Formenbildung sein.
5. Zwecks einer genaueren Bestimmung der Entstehungs- und Formenbildungszentren ist eine ergänzende Feststellung der geographischen Zentren der Mannigfaltigkeit der genetisch benachbarten kultivierten Arten erforderlich.
6. Endlich bildet die Feststellung der Mannigfaltigkeitsareale der der betreffenden Pflanze am nächsten stehenden wilden Arten und Varietäten ein wesentliches Korrektiv und eine Ergänzung zu der Bestimmung der Ursprungsgebiete, indem auf sie dieselbe Differenzierungsmethode des Rassenstudiums angewandt wird.

Hierbei muß zwischen primären und sekundären Herden der Formenbildung unterschieden werden. Es sind Fälle bekannt, wo das

gegenwärtige Maximum der Sortenmannigfaltigkeit sich als Resultat eines Zusammentreffens verschiedener Arten und ihrer Kreuzung erweist. So enthält z. B. Spanien dank seiner orographischen Verhältnisse und seiner allgemeinen geographischen Lage eine große Anzahl Varietäten und Arten von Weizen. Doch will die summarisch große Anzahl von Formen nur wenig sagen, da, wie dies durch unsere unmittelbare Analyse erwiesen, die Anzahl von Varietäten innerhalb der einzelnen Arten in Spanien im Vergleich zu dem, was wir in den wirklichen Zentren der Formenbildung dieser Arten vorfinden, nur sehr gering ist. Nicht selten sind, besonders für Fremdbestäuber, die Absonderung und das Auftreten einer äußerlich großen Mannigfaltigkeit rezessiver Formen in großer Entfernung von den primären Zentren. Dieses wird z. B. durch Anwendung von Inzucht begünstigt. In den ursprünglichen Zentren sind die rezessiven Merkmale unter dem Äußeren der dominierenden Formen verborgen. Das Maximum der Mannigfaltigkeit einiger Gartengewächse befindet sich gegenwärtig möglicherweise in den Pflanzenschulen der Gärtnereien. In der Regel steht dieses mit den Resultaten der Hybridisierung oder der Absonderung rezessiver Formen im Zusammenhang. Bei *Drosophila* ist die Mannigfaltigkeit als Resultat von Mutationen in künstlichem Medium bekannt. Man muß sich auf solche Möglichkeiten gefaßt machen und sekundäre Formenbildungszentren von primären kritisch sordern. Doch zeigt die Untersuchung einer großen Anzahl kultivierter Pflanzen mit großer Bestimmtheit, daß der Prozeß der Evolution sowohl räumlich wie zeitlich vor sich gegangen ist.

Um eine Vorstellung davon zu geben, wie die geographischen Zentren der Formenbildung festgestellt werden, wollen wir einige der wichtigsten Pflanzen der Alten Welt betrachten.

Weizen

Beginnen wir mit Weizen, dem Hauptgetreide der Erde. Vor nicht allzu langer Zeit, zu Anfang des XX. Jahrhunderts, hielt einer der bedeutendsten Botaniker und Geographen, Solms Laubach, die Heimat des Kulturweizens für vollständig verloren gegangen und stellte verschiedene Vermutungen auf, um das Verschwinden der Verbindungsglieder zu erklären. De Candolle suchte die Heimat des Weizens in Asien. Mit der Entdeckung Aaronsohns, welcher im Jahre 1906 wilden Weizen, *Triticum dicoccoides*, in Syrien und Palästina auffand, wendete sich die Aufmerksamkeit der Forscher auf diese Gegend des Ostens. Ariadnes Faden schien gefunden, das Entstehungsproblem des

Weizens von nun an klar zu sein. Bald jedoch erwiesen neue Untersuchungen die Kompliziertheit des Problems.

Unsere Kreuzungsversuche von wildem Weizen mit verschiedenen Arten von kultiviertem Weizen, darunter selbst mit morphologisch nahestehenden, wie *T. dicoccum*, haben gezeigt, daß Aaronsohns wilder Weizen nur eine besondere Linnésche Art darstellt, aber nicht den gesuchten Urweizen. Wie bekannt, wird Aaronsohns wilder Weizen durch 28 Chromosomen charakterisiert, wodurch er sich von der ganzen Gruppe weicher Weizen scharf unterscheidet. Was aber besonders wichtig ist, er weicht auch von denjenigen anderen Weizen ab, die, wie er, auch 28 Chromosomen besitzen.

Umsonst würde sich also der Pflanzenzüchter oder Genetiker nach Syrien und Palästina wenden, auf der Suche nach den Genen kultivierter Weizen: Syrien, Palästina und die Transjordanländer zeichnen sich, wie unsere unmittelbaren Untersuchungen erwiesen haben, durch keine besondere Mannigfaltigkeit der Weizenformen aus. Syrien und Palästina überraschen eher durch die Einförmigkeit des Arten- und Varietätenbestandes ihrer Weizen, im Vergleich zu den übrigen Ländern des Mittelmeergebiets und Ostafrikas.

Durch Kollektivuntersuchungen ist es uns im Laufe der letzten zehn Jahre gelungen klarzulegen, daß tatsächlich die Zentren der Mannigfaltigkeit der Weizengene zwei verschiedenen geographischen Gebieten zugehören.

Die weichen Weizen, die durch 42 Chromosomen charakterisiert sind, haben ihren Ursprung im südwestlichen Asien. Der Forscher, der sich von Europa nach dem südwestlichen Asien begibt, dringt allmählich in das Gebiet ein, in dem die Sortenmannigfaltigkeit konzentriert ist. Die Gebirgsgegenden des südöstlichen und nördlichen Afghanistan, der Fuß des Himalayagebirges, Tschitral, Kaschmir umfassen ausschließliche Reichtümer an Rassen und Varietäten von weichen Weizen. Die ganze Mannigfaltigkeit der Formen, von der noch vor kurzem der Systematiker keinen Begriff hatte, ist in den Gebieten konzentriert, die an das nordwestliche Indien angrenzen. Statt der 22 Varietäten Körnikes, die vor 10 Jahren bekannt waren, haben wir in diesem Gebiet über 70 botanische Varietäten gefunden, eine ganze Reihe neuer variierender Merkmale. Dabei bleibt ein bedeutender Teil dieser Varietäten bis jetzt für das gegebene Gebiet endemisch.

Es ist von Wichtigkeit, daß die geographischen Gebiete der Konzentrierung der Mannigfaltigkeit der Zwergweizen und das Areal,

in dem die Mannigfaltigkeit der weichen Weizen konzentriert ist, sich decken.

Wenn wir im Auge behalten, daß auch die dritte den weichen Weizen nahestehende und kürzlich von Percival beschriebene Art,

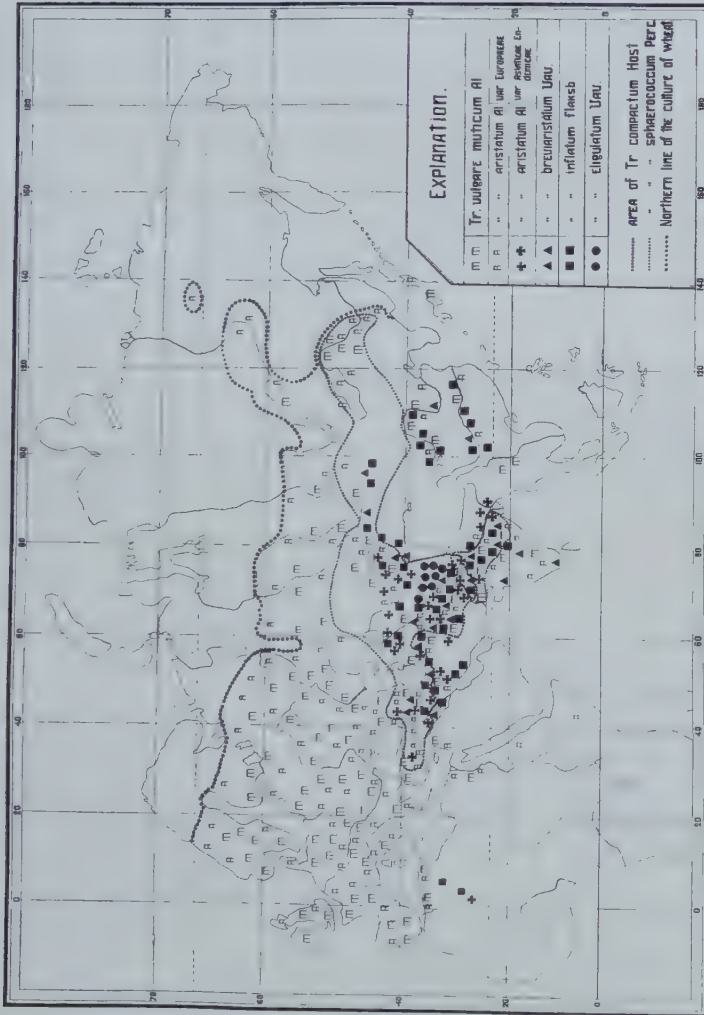
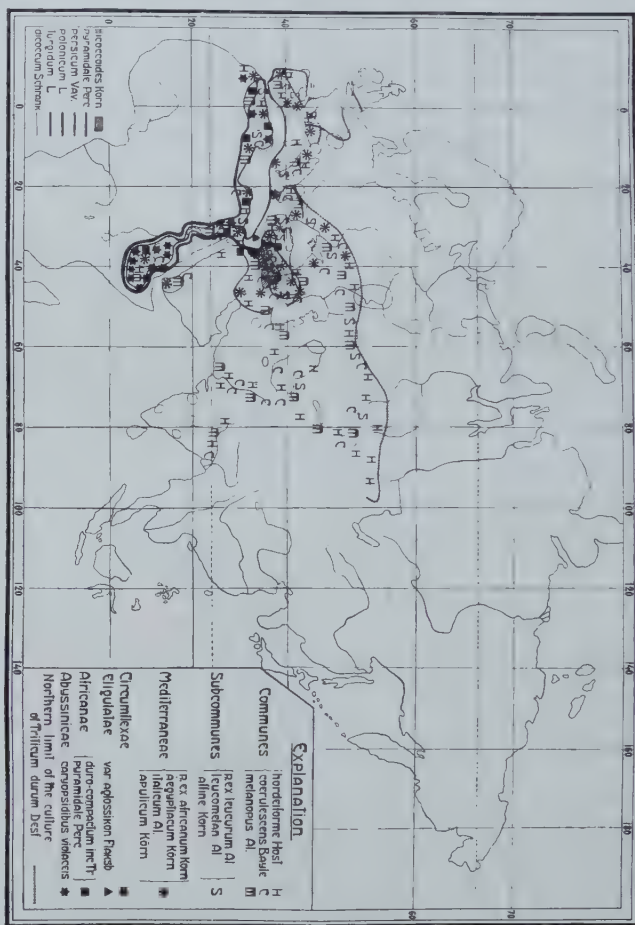


Fig. 1. Geographische Verteilung der botanischen Varietäten von *Triticum vulgare* Vill. und die Verbreitung von *Tr. sphaerococcum* Perc. and *Tr. compactum* Host. (Gruppe mit 42 Chromosomen)

T. sphaerococcum, in ihrer Mannigfaltigkeit auch nur im nördlichen Indien angetroffen wird, so sehen wir, daß die Mannigfaltigkeitsareale dieser drei Arten sich vollkommen decken, wodurch die Berechtigung der Anwendung der differential-geographischen Methode bestätigt wird.

Was die harten Weizen und die ihnen nächststehenden Linnéschen Arten betrifft, so hat sich im Gegenteil erwiesen, daß das Zentrum ihrer Mannigfaltigkeit sich in den östlichen bergigen Gegenden Afrikas befindet, in Abessinien und den anstoßenden Gebirgsländern.

Fig. 2. Geographische Verteilung der Varietäten von *Triticum durum* Desf. und die Verbreitung der Spezies: *Tr. polonicum* L., *Tr. pyramidale* Perc., *Tr. persicum* Vav., *Tr. turgidum* L., *Tr. dicoccum* Schübl



In Ergänzung zu unseren früheren Daten haben die Untersuchungen des laufenden Jahres ergeben, daß Abessinien tatsächlich einen überraschenden Reichtum an hier sich konzentrierenden Sorten von harten Weizen aufweist. Hier sind alle bis jetzt bekannten Arten kultivierter Weizen mit 28 Chromosomen, wie auch eine Menge neuer Varietäten von harten Weizen aufgefunden worden. Dabei ist hier das Auseinandergehen der Arten nicht so scharf ausgeprägt, und nicht selten fällt es

schwer, auf den Feldern Abessiniens die verschiedenen Weizenarten auseinanderzuhalten. Die Divergenz der Arten ist hier noch nicht ganz ausgeprägt.

Die wilde Weizenart *T. dicoccoides* ist, wie jetzt bekannt, in ihrer Mannigfaltigkeit geographisch hauptsächlich dem südlichen Syrien und dem nördlichen Palästina eigentümlich.

Einkornweizen, die durch 14 Chromosomen charakterisiert werden, konzentrieren sich, wie die Untersuchungen des Instituts für Angewandte Botanik erwiesen haben, hauptsächlich in Kleinasien und im südlichen Syrien.

Durch die Methode der analytischen botanisch-geographischen Forschung ist es gelungen, für dieses wichtigste Getreide der Welt eine geographische Lokalisierung der Gene festzustellen.

Die durch die Methode der Kreuzung aufgedeckte genetische Absonderung *T. dicoccoides* von harten Weizen erhält ihre Bestätigung durch die Absonderung ihrer geographischen Areale.

Die Vermutung hinsichtlich des polyphyletischen Ursprungs der Weizen, die 1899 für Solms Laubach an die Anerkennung von Wundern grenzte, hat sich als mehr als wahrscheinlich erwiesen.

Gerste

Wir wollen uns jetzt der Gerste zuwenden. De Candolle suchte die Heimat derselben dort, wo die zweizeilige bespelzte Gerste *Hordeum spontaneum* wild wächst. Das Areal der wilden Gerste umfaßt den Norden Afrikas, Kleinasien und das ganze südwestliche Asien. Unsere Untersuchungen, mit Anwendung der botanisch-geographischen Differenzialmethode, haben jedoch gezeigt, daß das Areal der wilden Gerste noch sehr wenig Anhaltspunkte für das Auffinden der wahren Zentren der Formenentstehung von Kulturgerste bietet. Als Maximum an Formenmannigfaltigkeit und folglich wahrscheinlich auch an Genen, erweist sich für die Gruppe der bespelzten Gersten Abessinien. Hier konzentriert sich eine ausnehmende Mannigfaltigkeit an Formen mit allen Merkmalen, durch die der Botaniker die Varietäten und Rassen der Kulturgerste unterscheidet. Dabei läßt sich hier eine Reihe endemischer Merkmale beobachten, die in Europa und Asien unbekannt sind, wie z. B. die Formengruppe mit breiten Klappspelzen, die umfangreiche Gruppe *deficientes*. Es ist eine interessante Tatsache, daß in Abessinien und Eritrea, die einen solchen Reichtum an Varietäten und Rassen von Gerste aufweisen, wilde Gerste gänzlich fehlt.

Andere Beispiele

Auf diese Weise lassen sich auch für andere Pflanzen die Zentren, die eine Anhäufung der Formenmannigfaltigkeit aufweisen, objektiv feststellen. So ist uns heutzutage bekannt, daß der kultivierte Flachs seinen Ursprung aus mehreren Zentren genommen hat. Die Mannigfaltigkeitsgene des kultivierten Flachses konzentrieren sich in drei verschiedenen Gebieten: die großsamigen, großblumigen und großfrüchtigen Flachsrassen sind hauptsächlich den Ländern des Mittelmeergebietes eigentümlich.

Im mittleren und nordwestlichen Kleinasien und im nordwestlichen Indien mit den anliegenden Ländern konzentrieren sich die Gene des kleinsamigen, kleinblumigen und kleinfrüchtigen Flachses, sowohl Sorten, die zur Ölgewinnung dienen, wie auch solche, welche Fasern liefern.

Abessinien hat sich als der Mittelpunkt eigenartiger, äußerst kleinsamiger Formen erwiesen, die weder zur Ölgewinnung noch zur Faser- ausbeute angebaut werden, sondern der Bevölkerung als Nahrung dienen.

Durch das vergleichende Studium des Varietätenbestandes der Hülsenfrüchte in verschiedenen Ländern der alten Welt hat es sich erwiesen, daß Abessinien und Indien die Hauptherde sind, wo sich die Gene solcher Kulturen wie Erbsen, Pferdebohnen, *Cicer* u. dgl. konzentrieren.

Nur wenige Pflanzen weisen deutlich lokalisierte einheitliche Zentren auf, wo die variierenden Merkmale, die Gene, konzentriert sind. Eine enge Lokalisierung zeichnet z. B. die *Avena strigosa*, *A. brevis*, *A. abyssinica*, *Ercum monanthos* aus, sowie einige Futterpflanzen wie *Hedysarum coronarium*, *Trifolium alexandrinum*, *Ulex*. Für viele Kulturpflanzen ist das Vorhandensein zweier oder dreier Herde unzweifelhaft, nicht selten sogar auch dann, wenn sie zu ein und derselben Linnéschen Art gehören, wie z. B. Linsen, Pferdebohnen, *Lathyrus sativus*.

Im großen und ganzen sind wir zu dem Schlusse gelangt, daß es bis jetzt immer noch möglich ist, die geographischen Zentren des Sortenreichtums, die Zentren der Formenentstehung, durch deren Vorhandensein sowohl die Pflanzenzüchtung wie auch das Studium der Genesis der Kulturpflanzen bedeutend erleichtert werden, verhältnismäßig genau und objektiv zu bestimmen.

Geographische Gesetzmäßigkeiten in der Verbreitung der Formenmannigfaltigkeit der Kulturpflanzen

Beim Studium der geographischen Verbreitung der Formenmannigfaltigkeit auf der Erde ist eine Reihe interessanter Gesetzmäßigkeiten

aufgedeckt worden. Die Entstehungszentren haben sich nicht nur als durch eine große Anzahl Formen charakterisiert erwiesen, sondern sie weisen, was besonders wichtig ist, eine Menge dominierender Formen mit ausgeprägt dominierenden Genen auf. Im Herzen Abessiniens, beim Besuch des sehenswürdigen Kornmarktes Adis-Abbeba, überrascht, im Gegensatz zu Asien und Europa, die große Menge dunkelfarbiger Gerstenmuster sowie violettkörnigen Weizens, welcher von der örtlichen Bevölkerung „schwarzer“ Weizen genannt wird. Abessinien baut in seinen wichtigsten alten Ackerbaugebieten hauptsächlich Rassen zweizeiliger Gerste vom Typus „*deficientes*“, welche, wie bekannt, bei Kreuzungen mit unseren gewöhnlichen Rassen eine Dominanz der für sie charakteristischen Merkmale zeigen. In Abessinien haben wir seltene schwarze Erbsen gefunden. *Vicia arietinum* ist hier, im Gegensatz zum Mittelmeergebiet und zu Turkestan, in bedeutendem Maße durch dunkelfarbige Rassen vertreten. In der Richtung nach dem nordwestlichen Indien hin ließ sich dasselbe auch an anderen Pflanzen beobachten. In der Richtung vom Zentrum zur Peripherie hin verringert sich nicht nur die Mannigfaltigkeit, sondern, was noch wichtiger, verringert sich die Menge der dominierenden Merkmale.

Der ganze Prozeß der geographischen Evolution kann im Schema als ein Entfaltungsprozeß, als Prozeß des Ausfallens der dominierenden Merkmale, betrachtet werden. Zur Peripherie der geographischen Ausbreitung der einzelnen Kulturpflanzen hin, am Rande ihrer Verbreitungsareale, werden hauptsächlich rezessive Formen beobachtet. Künstliche, manchmal auch natürliche Auslese verwirrt durch ihre Einmischung natürlich dieses Bild, wir sprechen hier aber von allgemeinen Tendenzen, von allgemeiner Gesetzmäßigkeit im Prozeß der Formenverbreitung.

In entlegenen Ortschaften, auf Inseln, in eingeschlossenen Gebirgsgegenden läßt sich selbst in der Nähe der Zentren eine Ausscheidung rezessiver Formen beobachten. In der Oase von Chiwa, durch die Wüste von den Hauptzentren getrennt, haben wir eine Ansammlung hauptsächlich rezessiver weißkörniger Flachsformen angetroffen. Auf der Insel Cypern kommen rezessive Rassen von hartem Weizen ohne Ligula vor. In den abgeschlossenen Gebirgsgegenden von Badakschan und Pamyr in Afghanistan haben wir rezessive Formen von Roggen und weichen Weizen ohne Ligula gefunden. Im bergigen Asturien und im nördlichen Spanien sind wir auf Flecken von weißblühendem, ganz gleichartigem wildem Flachs — *Linum angustifolium* — gestoßen.

Die Existenz derartiger Gesetzmäßigkeiten ist von großer Wichtigkeit, da sie das Unterscheiden der sekundären, nicht selten formenreicheren Zentren von den primären gestattet. Die Analyse der Formen, die Klarlegung ihrer genotypischen Zusammensetzung, erleichtert die Bestimmung des primären und sekundären Charakters. Das Vorhandensein einer großen Menge rezessiver Formen, fern von den ursprünglichen Entstehungsherden, z. B. Mais, ist kein Beweis gegen die Grundidee der Formenentstehungszentren, sondern bestätigt dieselbe. Wie uns heutzutage wohlbekannt ist, kann der Pflanzenzüchter durch Inzucht, durch Isolation der Rezessiven eine große Mannigfaltigkeit inmitten der primären äußeren Einförmigkeit erreichen.

Das vergleichende Studium der Weltgeographie der Rassen und Varietäten hat uns ermöglicht noch eine Reihe anderer Gesetzmäßigkeiten aufzustellen. So z. B. zeigen die Rassen vieler Feld- und Gemüsegewächse des Mittelmeergebietes die Tendenz zu großen Früchten, großen Blüten, großen Samen. Den Ländern der Mittelmeerküste sind großfrüchtige Linsen, *Cicer*, *Lathyrus*, Pferdebohnen, Flachs, großkörnige Weizen- und Haferassen eigentümlich. Im Gegensatze dazu weist das südwestliche Asien, in der Richtung nach Indien, an denselben Pflanzen eine Neigung zu kleinen Früchten und kleinen Samen auf.

Südostasien hat sich als der Mittelpunkt nackter Getreiderassen erwiesen: Hafer, Gerste, Hirse. Die Natur dieser Tatsachen bleibt uns bis jetzt noch unbekannt.

Primäre und sekundäre Kulturen.

Unsere Forschungen geben uns die Möglichkeit, alle Kulturpflanzen in zwei Gruppen zu teilen. Zur ersten Gruppe gehören die ursprünglichen, von altersher angebauten Pflanzen, die nur in der Kultur bekannt sind. Dieselben nennen wir primäre Kulturen. Hierzu gehören z. B.: Weizen, Gerste, Reis, Mais, die Sojabohne, Flachs, Baumwolle. Die zweite Gruppe, diejenige der sekundären Kulturen, ist nicht weniger umfangreich. Hierzu gehören alle Pflanzen, die aus Unkräutern entstanden sind, welche die primären Kulturen verunreinigen.

Roggen

So hat es sich an erster Stelle erwiesen, daß der kultivierte Winterroggen aus den Unkrautpflanzen, welche den Winterweizen und die Wintergerste im südwestlichen Asien und in Transkaukasien verunreinigen, entstanden ist. Die ganze, für den Europäer überraschende

Mannigfaltigkeit des Roggens ist gerade in den Ländern konzentriert, wo derselbe nicht angebaut wird, sondern wo er Weizen und Gerste verunkrautet. Schon die in der Türkei, Indien, Afghanistan gebräuchliche Benennung des Roggens in persischer Sprache „Tschou-dar“, „Dzhou-dar“, „Gandum-dar“ bedeutet ihrem Sinne nach — eine den Weizen und die Gerste verunkrautende Pflanze. In Afghanistan ist dies ein wahrhaft böses Unkraut, das in seiner Schädlichkeit nicht hinter dem Flughafers zurücksteht. Dieses wird dadurch begünstigt, daß hier neben den wenig zerbrechlichen Unkrautformen, die zusammen mit dem Weizen in die Scheuer gelangen, auch spröde Formen mit leicht streuenden Arten (*Secale cereale* var. *afghanicum*), die das Feld in der Art des Flughafers verunkrauten, stark verbreitet sind.

Wie durch das Institut für Angewandte Botanik festgestellt worden ist, umschließt dieser Unkrautroggen eine ungeheure Anzahl endemischer Formen: mit roten, selbst mit schwarzen Ähren, mit stark behaarten Spelzen, mit eigenartigen vegetativen Merkmalen.

Dank seiner Winterfestigkeit beginnt dieser Unkrautroggen in hohen Gebirgslagen den Weizen zu verdrängen und reine Saaten zu bilden, wie eingehende Beobachtungen erwiesen haben. In Turkestan verschwindet der Winterweizen auf einer Höhe zwischen 2300 und 2400 Metern und wird durch Winterroggen ersetzt. Alle Phasen dieses Kampfes zwischen Roggen und Weizen können hier verfolgt werden.

Dieselbe Erscheinung, doch in größerem Maßstabe, wird in der Richtung von Süden nach Norden beobachtet. Mit dem Übergang der Kultur aus dem südwestlichen Asien, dem ursprünglichen Zentrum der Formenentstehung weicher Weizen, nach Norden hin, nach Sibirien, nach Europa, beginnt der Roggen den Weizen zu verdrängen. Dank der ihm von Natur eigenen Winterfestigkeit und seiner geringeren Ansprüche an die Bodenverhältnisse hat der Roggen, unabhängig vom Willen des Menschen, den Weizen verdrängt und eine reine Kultur gebildet, wie dies in den Gebirgsgegenden des südwestlichen Asiens stattgefunden hat. Das Reich des Roggens, welches jetzt durch die weite russische Ebene und Deutschland gebildet wird, ist das Resultat natürlicher Auslese. An den Grenzen des obengenannten Kampfes zwischen Winterroggen und Weizen sät der Landmann immer noch eine Mischung von Roggen und Weizen „Ssurzha“, welche eine sicherere Ernte verspricht als reiner Weizen, der in strengen Wintern ausfriert. Der ganze Prozeß, in dem der Weizen vom Roggen verdrängt wird, konnte bis auf die geringsten Details klargelegt werden. Weizen hat

den Roggen in die Kultur eingeführt. Ohne die Kultur des Weizens ist die Genesis des Kulturroggens unverständlich.¹⁾

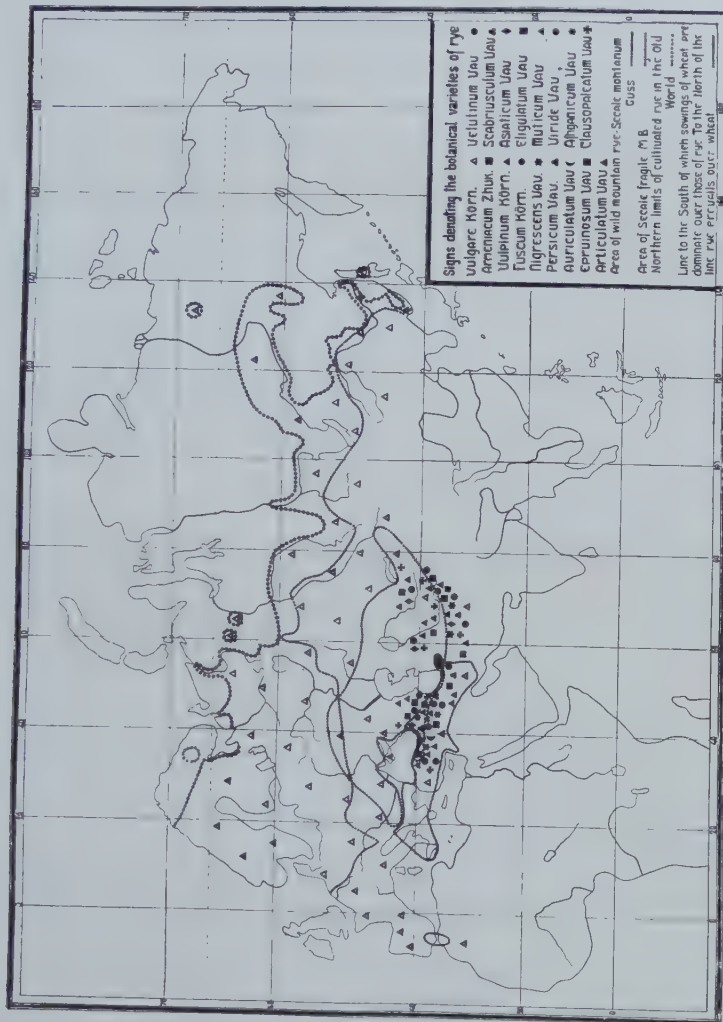


Fig. 4. Ursprungszentrum des Kulturroggens. Geographische Verteilung der botanischen Varietäten des Roggens, *Secale cereale* L., und die Verbreitung von *S. montanum* Guss., *S. fragile* M. B.

Für uns ist es vollkommen klar, daß der ganze Reichtum der Roggen-gene im Feldunkraut, welches die Weizen- und Gerstensaaten in Süd-westasien verunreinigt, gesucht werden muß.

Dank detaillierter Untersuchungen, die durch Expeditionen des

¹⁾ N. Vavilov. Studies on the Origin of Cultivated Plants Ps. 1—248. Bull. of Applied Botany and Plant-Breeding. Leningrad 1926. Vol. XVI, 2.

Instituts für Angewandte Botanik in Kleinasien (Prof. P. M. Zhukowsky), in Transkaukasien, in Afghanistan und Turkestan ausgeführt sind, wird gegenwärtig klar, daß sich das Maximum der Mannigfaltigkeit der dominierenden Gene für den Unkrautroggen in Transkaukasien und im östlichen Teil Kleasiens konzentriert, wo wahrscheinlich das Entstehungszentrum nicht nur des Kulturroggens, sondern auch der ganzen Gattung *Secale* ist.

Hafer

Von nicht geringerem Interesse ist die Gruppe von Tatsachen, die sich beim Studium des Hafers herausgestellt haben. Der Kulturhafer stellt eine komplizierte mannigfaltige Formengruppe dar. Gegenwärtig können wir von mindestens vier genetischen Hauptgruppen des Hafers reden: die Gruppe *Avena sativa*, die sich am meisten an die wilde *Avena fatua* anschließt, die Gruppe *Avena byzantina*, die sich an *A. sterilis* anschließt, die Gruppe *A. strigosa*, die sich an *A. barbata* anschließt und die vierte Gruppe *A. abyssinica*. Besonders verwickelt ist die erste dieser vier Gruppen, die äußerst polymorphe *A. sativa*.

Wie groß auch die Mannigfaltigkeit der kultivierten Hafersorten sein mag, sie alle entstammen von Unkräutern, die sich unter andere, teilweise aussterbende Kulturen mischen. Der jetzige Kulturhafer steht, was seine Genesis anbetrifft, mit der Kultur von Weizen, Roggen und hauptsächlich Emmer (*Triticum dicoccum*) im Zusammenhang.

In den an einzelnen Stellen der Erde, in Abessinien, in Bulgarien, im Kaukasus, im Wolga-Kama-Gebiet und in Spanien, noch erhaltenen Inseln von angebautem Emmer konnte ein ungeheurer Formenreichtum von Kulturhafer festgestellt werden, der sich als spezialisiertes Unkraut unter die Saaten dieses Getreides mischt. Mit der Ausbreitung der Kultur nach Norden hin und in feuchtere Bedingungen verdrängte der Hafer die früheren Kulturen und wurde zu einer selbständig angebauten Pflanze. In Abessinien kann dieser Prozeß bis jetzt an *Avena abyssinica*, dem gewöhnlichen Unkraut von Emmer und Gerste, deutlich verfolgt werden. Im Norden von Portugal und Spanien läßt derselbe Prozeß sich an der Gruppe *Avena brevis* und *A. strigosa*, welche Roggen und Weizen verunkrauten, beobachten. Im allgemeinen kann man diesen Prozeß bis jetzt an allen vier Hafergruppen beobachten.

Inmitten der Emmerfelder im Wolga-Kama-Gebiet (Gouvernements Kasan, Wjatka und Ufa) gelang es uns, eine originelle Gruppe der sogenannten „Spelzhafer“ zu entdecken, die sich durch ein außerordentliches Festsitzen der Körner in den Ährchen auszeichnen.

Beim Suchen neuer Formen, neuer Hafergene, sollte der Pflanzenzüchter seine Aufmerksamkeit diesen Herden der Emmerkultur zuwenden, die sich als Hüter der Gene des kultivierten Hafers erweisen.

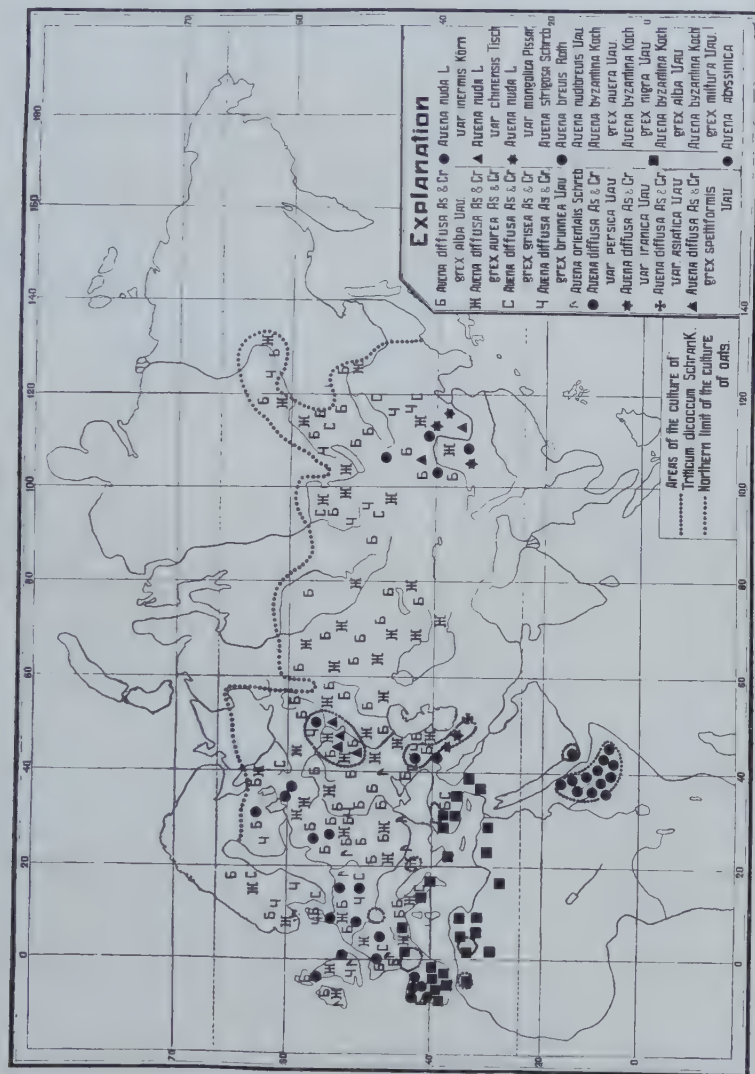


Fig. 5. Geographische Verteilung der botanischen Varietäten des Kulturhafers

Um das System des Kulturhafers zu verstehen, müssen wir hier, wie auch bei Roggen, den Zusammenhang seiner Genesis mit anderen Kulturen im Auge behalten.

Ein gleicher Prozeß von Verunkrautung einer Kultur durch die

andere und der Verdrängung der anfänglichen Kultur durch das Unkraut wird in Linsensaaten beobachtet, und zwar wird hier die Linse durch die Unkrautwicke verdrängt. Die Mehrzahl der kultivierten *Cruciferae* ist aus Unkräutern entstanden, die sich in andere Saaten mischen. Desselben Ursprungs sind viele Hülsenfrüchte, wie auch eine Reihe von Gemüsen, z. B. die Mohrrübe. Im großen und ganzen sind wir zu dem Schlusse gelangt, daß ungefähr die Hälfte der Kulturpflanzen aus den Kulturen anderer Gewächse hervorgegangen ist und fast unabhängig vom Willen des Menschen ihren Platz in der Kultur eingenommen hat. Dementsprechend müssen die Genzentren dieser Pflanzen, wie seltsam dies auch scheinen mag, inmitten anderer Kulturen gesucht werden. Inmitten des Unkrautroggens, inmitten der auf der Erde erhaltenen Emmerherde muß der Vorrat an Hafer- und Roggengenen gesucht werden. Das Studium der Feldunkräuter eröffnet von diesem Standpunkt aus dem Pflanzenzüchter einen weiten Horizont für die Heranziehung neuer Formen.

Anthropochore Pflanzen

Die Untersuchungen solcher Pflanzen, wie Hanf, Nesseln, Mohrrübe, Mohn, haben ergeben, daß dieselben ihre Entstehung dem Umstande verdanken, daß die ursprünglichen Formen infolge ihrer ökologischen Eigentümlichkeiten als stete Begleiter der menschlichen Wohnstätten erscheinen. Solche anthropochore Pflanzen sind, wie die Beobachtungen der letzten Expedition des Instituts für Angewandte Botanik in Peru (Juzeptschuk) gezeigt haben, in ihrer Heimat Tomate und Kartoffel.

Der wilde Hanf in Asien und teilweise im Südosten Europas ist ein ständiger Begleiter der Nomadenstämme. Er läßt sich an gedüngten Stellen, in der Nähe der menschlichen Wohnstätten nieder, gleichsam, als ob er sich selbst zur Kultur anbieten wollte. Für solche Pflanzen, besonders da, wo ihrer Verbreitung keine Hindernisse gesetzt sind, gibt es keine Lokalisierung der Zentren; ihre Gene verstreuen sich mit den Lagerstätten der Nomaden, mit der Verbreitung der Völker über die weite Fläche der Kontinente. Das Sammeln der Gene solcher Pflanzen bietet größere Schwierigkeiten, als wenn das Zentrum streng lokalisiert ist. Die anthropochoren Pflanzen, die Begleiter des Menschen unabhängig von seinem Willen, erklären in bedeutendem Maße den eigentlichen Prozeß der Entstehung der Kulturpflanzen.

Schließlich haben sich solche Pflanzen wie die Wassermelone mit ihrer Mannigfaltigkeit an Genen schon in wildem Zustande über Afrika

verbreitet. Gegenwärtig sind die Gene der Wassermelone auf der weiten Fläche des schwarzen Kontinents verloren gegangen, und das Sammeln derselben bietet große Schwierigkeiten. Dasselbe gilt vom Rotklee, der in wildem Zustande ein ungeheures geographisches Verbreitungsareal besitzt. Die Anzahl solcher Kulturpflanzen mit weiten Arealen, über welche die Gene verstreut sind, ist glücklicherweise nicht groß; sie bilden eine Ausnahme.

Fünf hauptsächliche Entstehungszentren

Beim Zusammenfassen unserer geographischen Kenntnisse über die Verteilung der Zentren des Sortenreichtums, der Gene der Kulturpflanzen, über die Erde gelangen wir zu einer schematischen Bestimmung gemeinsamer Zentren für ganze Gruppen von Kulturpflanzen, zur Feststellung ihrer hauptsächlichen Entstehungsherde. Diese sind vor allem:

1. Das südwestliche Asien mit Einschluß von Indien, dem südlichen Afghanistan und den anstoßenden Gebieten von Bucharas, Kaschmir, Persien, Ost- und Mittelkleinasien, Transkaukasien. Aus diesem ungeheuren Zentrum sind die weichen Weizen, wie auch *Tr. compactum*, hervorgegangen, gleichfalls Roggen, kleinsamiger Flachs, kleinsamige Erbsen, Linsen, *Cicer*, eine Reihe von Gemüsen, indische Baumwolle, eine Reihe von Obstbäumen, wie Aprikose, Pfirsich u. dgl.

2. Das zweite Zentrum ist das südöstliche Asien, mit Einschluß vom Gebirgstheil Chinas, Japan, Nepal und den anstoßenden Gebieten. Hier finden wir die Zentren der Formenentstehung von nacktem Hafer, nackter Gerste, Hirse. Dieses ist die Heimat der Sojabohne, vieler kultivierter *Cruciferae* und einer Reihe endemischer Arten von Obstbäumen.

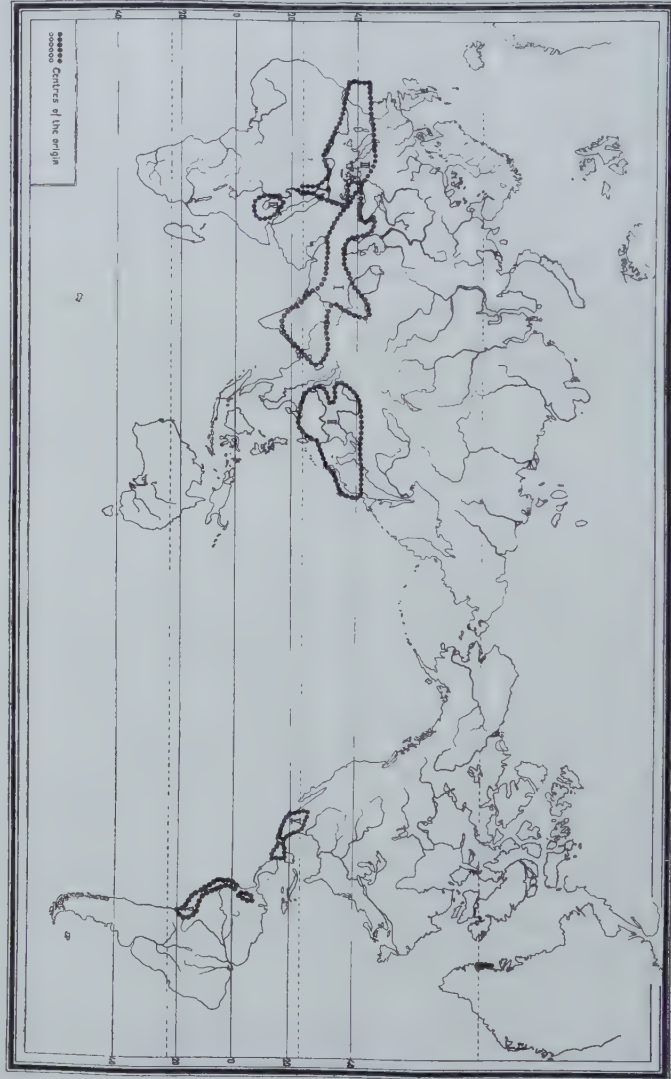
3. Der Herd des Mittelmeergebiets umfaßt die ganze Küste des Mittelmeeres mit Syrien, Palästina, Griechenland und seinen Inseln, der Pyrenäischen und Appeninischen Halbinsel, den westlichen und südwestlichen Gebieten Kleinasien und mit Ägypten. Algier, Tunis und Marokko aber sind nach unsern Untersuchungen offenbar keine primären Entstehungszentren von Kulturpflanzen.

Im Mittelmeergebiet befindet sich vor allem die Urheimat solcher Obstbäume wie des Ölbaums, des Johannisbrotbaums, des Feigenbaums, ferner der kultivierten Haferarten (*Avena byzantina*), der großsamigen Flachssorten, der großfrüchtigen Hülsenfrüchte: Pferdebohne, Linse, *Lathyrus*, *Ervum monanthos*, *Ervum Ervilia* usw.; solcher Futterpflanzen wie *Hedysarum coronarium*, *Trifolium alexandrinum* und vieler Gemüse.

4. Im nordöstlichen Afrika muß Abessinien mit den anliegenden bergigen Gebieten, besonders Eritrea, als selbständiger Herd genannt

werden. Hier konzentriert sich ein außerordentlicher Sortenreichtum von Kulturpflanzen. Das abessinische Zentrum zeichnet sich durch seine Mannigfaltigkeit an Formen aus. Bespelzte Gerste, violettkörniger

Fig. 6. Die wichtigsten Ursprungszentren der Kulturpflanzen
I. Südwestliches Asien. II. Südöstliches Asien. III. Mittelmeer-Region. IV. Abessinien
und Eritrea. V. Gebirgsregionen Südamerikas und Mexikos



Weizen, originelle Rassen von Erbsen, eigenartige Unkrautformen von Hafer werden hier angetroffen. Was die Gruppe der harten Weizen anbetrifft, weist Abessinien ein Maximum an morphologischer Mannig-

faltigkeit auf. Eine Reihe endemischer Pflanzenarten, die nirgends in der Welt bekannt sind, wie z. B. *Guisolia*, *Eragrostis abyssinica* (Teff), *Rhamnus prunoides*, sind diesem Lande eigentümlich, welches gleichzeitig durch das Fehlen vieler asiatischer und europäischer kultivierter Obstbäume, Gemüse und Futterpflanzen charakterisiert wird.

5. In der Neuen Welt müssen an erster Stelle als Heimstätten des ursprünglichen Landbaues und Genzentren der kultivierten Pflanzen folgende Gebiete bezeichnet werden: das bergige Mexiko, Guatemala, Kolumbien und Peru mit den anliegenden Ländern. Hier befinden sich die Zentren der Formenmannigfaltigkeit der Kartoffel, der Erdbeere, des Mais, der Bohne, des Kürbis, des Tabaks, der amerikanischen Baumwolle und vieler anderer endemischer Arten und Gattungen von Kulturpflanzen. Bloß was die Sonnenblume betrifft, strebt die Mannigfaltigkeit der Arten und Varietäten nach dem Innern Nordamerikas hin, wo die Sonnenblume als Unkraut und als Pflanze unbebauter Plätze auftritt.

An die beiden ersten Herde Asiens schließt sich von Süden her ein sechster selbständiger Inselherd an, speziell Japan, die Philippinen und andere Inseln.

Wie ersichtlich, sind die Gebiete der Formenentstehung der wichtigsten Kulturpflanzen, die gegenwärtigen geographischen Genzentren, hauptsächlich gebunden an die Gebirgsregionen Asiens, das Himalayagebirge mit seinen Ausläufern, das Gebirgssystem Nordafrikas, die Gebirgsregionen Südeuropas, die Pyrenäen, die Appeninen, den Balkan und in der Neuen Welt an die Kordilleren und die südlichen Ausläufer der Felsengebirge.

In der Alten Welt ist der Ursprung der Kulturpflanzen an den Strich zwischen 20° und 40° nördl. Breite gebunden. Diese Gebirgsregionen grenzen an die Wüsten Zentralasiens und die Sahara und weisen dank der Mannigfaltigkeit ihres Klimas und ihrer Bodenverhältnisse Optimalbedingungen für den Formengestaltungsprozeß auf. Die Verschiedenheit der Bedingungen von Wüste zu Oase, von humusarmen Böden zu den humusreichen der alpinen und subalpinen Zonen begünstigt hier die Ansammlung einer ausschließlich mannigfaltigen Vegetation.

Ganz deutlich erweist sich, daß der Weltreichtum an Kulturpflanzen sich in den Gebirgsregionen birgt, genauer gesagt, in Höhenlagen von 500–2500 Metern. Gegenüber der Ansicht, daß die ersten Anfänge landwirtschaftlicher Kulturen sich zuerst in den Tälern der großen Flüsse wie Tigris, Euphrat, Indus, Ganges, Nil, Jang-tse-kiang,

Amu-Daria, Syr-Daria gezeigt haben sollen, kommen wir zu der Überzeugung, daß es die Gebirgsgegenden sind, welche sich als die ursprünglichen landwirtschaftlichen Gebiete erweisen, wie sie auch bis jetzt tatsächlich als Hüter des Sortenreichtums erscheinen. Das Studium der Ausbreitung menschlicher Kultur weist deutlich darauf hin, daß gerade eine Reihe von Gebirgsregionen ihre ersten Heimstätten sind. Indem sie natürliche Festungen oder Isolatoren bilden, begünstigen sie das Festsetzen der anfänglichen Kulturen, welche nur geringe Gruppen von Menschen vereinigen.

Ganz deutlich läßt sich bis jetzt in Abessinien, in Eritrea und längs der Mittelmeerküste verfolgen, wie die Kulturen sich allmählich aus den Gebirgsregionen über das Tiefland ausgebreitet haben, und nicht umgekehrt.

Die Begründung großer Kulturen in den Tälern, mit Anwendung künstlicher Bewässerung, längs dem Tigris und dem Euphrat oder im Delta des Nils erforderte umfangreiche gemeinschaftliche Organisationen, eine Vereinigung der Völker und Stämme, und kann logischerweise nur ein späterer Prozeß gewesen sein, kein primärer.

Die Analyse des Sortenbestandes der Kulturpflanzen hat ergeben, daß die hochstehende alte ägyptische Kultur aller Wahrscheinlichkeit nach ihren Ursprung am Ausfluß des Nils, am Oberlauf des Weißen und des Blauen Nils genommen hat. Es ist durchaus wahrscheinlich, daß die Grundelemente der Pflanzenkulturen des Oberen und Unteren Ägyptens, wie auch der Völkerstämme, welche die ägyptische Kultur schufen, in den Gebirgsregionen Abessiniens und der anstoßenden Länder gesucht werden müssen. Alle in unserem Besitz befindlichen Daten über den Sortenbestand Mesopotamiens weisen auf den sekundären Charakter dieser Kultur hin.

Dementsprechend sind die Gebirgsregionen Asiens und Afrikas bis jetzt die am meisten bevölkerten Ortschaften unserer Erdkugel. Über die Hälfte der menschlichen Bevölkerung ist bis jetzt an diese Gebirgszone gebunden, welche nur einen bescheidenen Teil der Erdoberfläche einnimmt, nach unserer Berechnung $\frac{1}{20}$ (siehe Karte). Früher war das noch deutlicher als jetzt.

Beim Bereisen Südwestasiens und der Mittelmeerländer überrascht einen die außerordentliche Ausnutzung eines jeden der Kultur zugänglichen Stückchen Landes.

Wenn in Persien, Afghanistan, Buchara die unfruchtbaren Wüsten, die wasserlosen Gebirgsregionen, die der Kultur zugänglichen Felsen,

die Steinfelder und das Gebiet des ewigen Schnees außer acht gelassen werden und die Dichtigkeit der Bevölkerung im Verhältnis zu den kulturfähigen Gebieten berechnet wird, so erhalten wir Zahlen, welche die in ihrer Kultur am höchsten stehenden Bezirke Europas übertreffen.

Entstehungszentren der Kulturpflanzen und die menschliche Kultur

Es ist bemerkenswert, daß die Genzentren der Kulturpflanzen, wie es sich jetzt erweist, mit den ältesten Stätten der Ackerbaukultur in Verbindung gebracht werden müssen. In Süd- und Nordamerika, gerade in den Gegenden maximaler Ansammlung von Pflanzenreichtum, befinden sich Überreste ursprünglicher Ackerbaukulturen, so bei den Azteken, Majen, Inken und Muiken.

Vom Problem der Urheimat der Kulturpflanzen und der Weltgeographie ihrer Gene treten wir unwillkürlich an das Problem der Entstehung der Ackerbaukultur und der menschlichen Kulturen überhaupt heran. Wir bezweifeln nicht, daß nach einem eingehenden geographischen Studium der Formenbildung unserer wichtigsten Kulturpflanzen der Botaniker instande sein wird, wesentliche Änderungen in die Vorstellungen der Historiker und Archäologen hineinzubringen. Selbständige Genzentren der Kulturpflanzen erweisen sich gleichfalls als zweifellose selbständige Zentren der menschlichen Kultur. An Pflanzenobjekten läßt sich die Frage der Autonomie der Kulturen genauer beweisen als durch die üblichen archäologischen Dokumente.

Glücklicherweise sind die Zentren der meisten Kulturpflanzen bis auf unsere Zeit noch immer lokalisiert und sind einer genauen Erforschung zugänglich. Dieser Umstand eröffnet große Möglichkeiten für die praktischen Zwecke der Genetik. Dem Forscher wird auf diese Weise ein unübersehbares Arbeitsfeld erschlossen.

Leider befinden sich die ursprünglichen Genzentren der Kulturpflanzen in schwer überschreitbaren Gebirgsgegenden, in Regionen, die den Mittelpunkt verschiedenartigster politischer Interessen einzelner Länder bilden. Nur durch Herstellung internationaler Gemeinschaft und Freundschaft, durch Begründung einer wirklich internationalen Organisation für wissenschaftliche Untersuchungen kann man an die Erforschung dieser so überaus interessanten und wichtigen Genzentren schreiten. Möge der gegenwärtige Internationale Kongreß als neuer Ansporn zu gemeinschaftlicher wissenschaftlicher Arbeit im Interesse der Menschheit dienen!

Das Problem der Evolution und die moderne Vererbungslehre

R. Wettstein

Botanisches Institut der Universität Wien

Die Bedeutung von Fachkongressen, wie wir einen solchen heute eröffnen, liegt nicht nur darin, daß sie repräsentative Veranstaltungen sind, welche die Fortschritte eines Wissenszweiges weithin verkünden, daß sie gesellige Zusammenkünfte sind, welche auf demselben Gebiete Arbeitenden die vielfach so fruchtbare persönliche Fühlungnahme ermöglichen, sondern vor allem auch darin, daß sie Gelegenheit bieten, kritische Rückschau zu halten und im Kreise von Fachgenossen zu erörtern, in welchem Maße sich die Erkenntnisse des Einzelgebietes in unser Gesamtwissen einfügen. Es ist selbstverständlich, daß heute der einzelne nicht mehr das Gesamtgebiet seiner Wissenschaft forschend zu beherrschen vermag; je intensiver seine Arbeit ist, desto größer die Gefahr der Einseitigkeit, desto schwieriger, aus dem eigenen Gedankenkreis heraustretend, den Anschauungen anderer gerecht zu werden. Da bieten nun solche Kongresse die wichtige Möglichkeit, die verschiedenen Meinungen gegeneinander abzuwägen, zu untersuchen, inwieweit sie sich verbinden lassen oder, wenn dies sich als nicht erreichbar erweist, aufzudecken, worin der Grund dieser Unmöglichkeit gelegen ist.

Von diesem Gesichtspunkt ausgehend, sei es mir gestattet, heute hier in aller gebotenen Kürze das Verhältnis zwischen Evolutionslehre und Vererbungslehre zu besprechen. Es bedarf ja keines eingehenden Nachweises, wie innig die beiden Forschungsgebiete miteinander verbunden sind. Evolution ist nur möglich, wenn eine organische Kontinuität zwischen den Generationen der Lebewesen besteht; die Ergebnisse der Vererbungslehre müssen daher die Grundlage für die Erforschung der Evolution abgeben können, wenn sich diese nicht auf den bloßen Vergleich von Erscheinungen stützen, sondern tiefer in das Wesen der Vorgänge eindringen will.

Die Biologie steht heute ganz allgemein auf dem Boden der Evolutionslehre; das hat sich nicht aus der Beweiskraft einzelner Argumente ergeben, sondern aus der tausendfältigen Erfahrung der Forscher auf den verschiedensten biologischen Gebieten, welche immer wieder zwingend zu der Überzeugung führte, daß nur die Annahme einer Evolution die graduellen morphologischen und physiologischen Verschiedenheiten neben der Gleichartigkeit des morphologischen und physiologischen Geschehens zu erklären vermag. Auch diejenigen Naturforscher, welche heute prinzipiell zum Probleme der Evolution nicht Stellung nehmen, sind Evolutionisten, denn sonst hätte die so allgemein geübte Anwendung von Erfahrungen, zu welchen die Untersuchung von einzelnen Organismen führt, auf andere keinen Sinn.

Die evolutionistische Forschung zerfällt bekanntlich in zwei Forschungsrichtungen, in den Versuch, den allgemeinen Werdegang der Organismenwelt festzustellen und in das Streben, die diesen Werdegang bedingenden Vorgänge zu ergründen.

Über die ersterwähnte Forschungsrichtung brauche ich hier nicht viel zu sagen. Wir wissen alle, wie die Wissenschaft mit allen möglichen Methoden seit Jahrzehnten versucht, dieser Aufgabe gerecht zu werden, wie erst im Laufe der Zeit die ganze Größe und Schwierigkeit der Aufgabe klar wurde. Wir sind uns auch bei aller freudigen Genugtuung über das bisher erzielte Ergebnis der Schwächen voll bewußt, welche dieser Forschungsrichtung anhaften. Dieselben beruhen zum Teile darauf, daß es sich um eine naturgeschichtliche Forschung handelt, welche auf die Verwertung direkter oder indirekter Dokumente vergangenen Geschehens angewiesen ist, daß der formelle Ausdruck der Erkenntnisse in einer Darstellung, dem Systeme versucht wird, das diesem Zwecke nur sehr unvollkommen zu dienen vermag. Wir bleiben uns dieser Schwächen bewußt, wenn auch hie und da der Optimismus des einzelnen sie auf Grund seiner Methodik unterschätzt.

Die Versuche, die Vorgänge der Evolution zu rekonstruieren, haben zu einigen allgemeinen Feststellungen geführt, deren Aufklärung von größter Bedeutung wird, wenn wir zu einer befriedigenden Erklärung des Phänomens überhaupt gelangen wollen. Ich nenne da nur die mit jeder Evolution verbundene fortschreitende organische und funktionelle Differenzierung, die unleugbare Funktionsgemäßheit der aus der Evolution sich ergebenden Organismen, die Erscheinung der Orthogenese und der mit dieser zusammenhängenden Irreversibilität. Schon jeder Versuch, solche Begleiterscheinungen der Evolution zu erklären,

muß zu engen Beziehungen zu den Ergebnissen der Vererbungslehre führen.

Noch stärker sind aber die Beziehungen zwischen Vererbungslehre und der schon erwähnten zweiten Richtung der evolutionistischen Forschung, welche den Vorgang der Evolution selbst aufzuklären versucht. Es ist dies jene Richtung der Abstammungslehre, welche in den letzten Jahrzehnten durch den Kampf zwischen Theorien — ich brauche nur die Schlagworte Darwinismus, Lamarckismus, Neodarwinismus, Neolamarckismus, Mutationslehre, Allmacht der Naturzüchtung etc. zu nennen, um anzudeuten, was ich meine — der allgemeinen Biologie ihr Gepräge verlieh. Je stärker in dieser Richtung die theoretische Betrachtungsweise hervortrat, desto mehr konnte man von einer experimentellen und möglichst exakten Erforschung des Vererbungsphänomens eine Klarstellung und Entscheidung erhoffen.

Ganz beispiellos umfassend und bedeutungsvoll sind die Ergebnisse der modernen Vererbungsforschung seitdem sie sich, ausgehend von der Wiederentdeckung der Mendelschen Vererbungsregeln auf eine streng induktive experimentelle Basis stellte. Und wenn wir nun heute, diese Ergebnisse überblickend, fragen, welche Konsequenzen können wir aus ihnen für die Evolutionslehre ziehen, so müssen wir, so paradox es klingen mag, feststellen, daß diese Konsequenzen nicht allzu bedeutungsvoll, ja vielfach geradezu negativ sind. Dieses überraschende Ergebnis verlangt eine Aufklärung, und dem Versuche einer Klarstellung sollen meine weiteren Ausführungen dienen.

Daß das eben festgestellte Ergebnis nicht auf subjektiver Einschätzung beruht, sondern auch den Anschauungen vieler die Frage erörternder Genetiker entspricht, ist wohl bekannt. Ich brauche da nur ein paar Aussprüche zu zitieren. Johannsen, der uns ein so vorzügliches und gründlich durchdachtes Handbuch der exakten Erblchkeitslehre geschenkt hat, kommt nach Erörterung der Möglichkeit der Neubildung von Biotypen zu dem Satze „das Evolutionsproblem ist insofern eine offene Frage“ und Nils Heribert Nilsson, der uns mit den Ergebnissen seiner so wertvollen *Salix*-Untersuchungen bekannt machte, kommt zu dem Resultate „daß die Evolutionstheorie mit den Resultaten der experimentellen Forschung, die durch den Mendelismus gezeitigt sind, nicht zu vereinbaren ist“ und an anderer Stelle: „Da man nicht die induktiven Resultate der Mendelforschung verneinen kann, scheint es mir, als ob wir zu dem Punkte der Theorie der Artbildung gekommen wären, wo wir ernstlich überlegen müssen, ob nicht die einzige konse

quente Lösung des Widerspruches ist, daß wir die deduktive Evolutionstheorie aufgeben.“

Schärfer kann der momentane Gegensatz zwischen Evolutionslehre und Vererbungslehre nicht zum Ausdruck kommen.

Dieser Gegensatz könnte zu der wissenschaftlich katastrophalen Alternative verleiten: Entweder beruht die Evolutionslehre auf falschen Voraussetzungen oder die Vererbungslehre enthält einen Irrtum. Wir können beides nicht zugeben und so bleibt nur die Möglichkeit, daß die Vererbungsforschung trotz ihrer glänzenden und umfassenden Ergebnisse gerade das Gebiet der Erscheinungen, welches für das Evolutionsproblem am wichtigsten ist, noch nicht oder nicht ausreichend in den Bereich ihrer Klarstellungen gezogen hat. Ich glaube, daß in dieser Möglichkeit die Klärung des scheinbaren Gegensatzes gegeben ist.

Evolution beruht ebenso auf Vererbung, wie auf Durchbrechung oder wenigstens Modifikation derselben. Ohne Vererbung gibt es keine Kontinuität, ohne Durchbrechung derselben keine Veränderung, welche jede Evolution zur Voraussetzung hat. Es ist selbstverständlich, daß die Vererbungsforschung zunächst das Problem der Vererbung selbst, der kontinuierlichen Vererbung, in Angriff nahm und sich der dazu geeigneten Methode bediente. Es ist klar, daß dabei die Erscheinung der Durchbrechung oder Modifikation der Vererbung nicht in den Mittelpunkt der Betrachtung treten konnte, um so mehr, als die angewandte Methodik, die Kreuzung, nicht dahin abzielte. Das Experiment ist die sicherste Basis der Naturforschung und die experimentelle Richtung der Vererbungslehre ist darum ihr Stolz; wir dürfen aber nicht darauf vergessen, daß auch das Experiment oft eine bestimmt gerichtete Frage an die Natur darstellt und daß die Gefahr naheliegt, daß eine solche Frage zur Suggestivfrage werde.

Die Grundtatsache, welche die experimentelle Vererbungslehre ergeben hat, ist die Existenz von genotypischen Elementen, welche in den Geschlechtszellen von Generation zu Generation weiter gegeben werden, mögen wir sie Gene, Faktoren, Grundunterschiede, Erbeinheiten oder schlechtweg als Anlagen bezeichnen. Die Streitfrage, ob es sich dabei um korpuskuläre, organoide oder sonst wie morphologische Gebilde handelt, brauche ich hier nicht zu erörtern.

Daß diese Elemente in Beziehungen stehen zu sichtbaren materiellen Gebilden, den Chromosomen oder — allgemeiner gesprochen — zu der chromatischen Substanz des Zellkernes, ist eine zweite Grundtatsache der modernen Vererbungslehre, die wir nicht bezweifeln können,

wenn wir die umfassenden Ergebnisse der cytologischen Vertiefung der Vererbungsforschung überblicken, selbst wenn wir eine scharfe Grenze ziehen zwischen dem, was zweifellos beobachtet und dem, was aus dem Beobachteten erschlossen wurde.

Diese beiden Tatsachen sind von weittragendster Bedeutung, haben sie doch schon die Basis abgeben können, auf der Versuche zum Ausbaue einer allgemeinen Vererbungstheorie unternommen wurden, welche die physiologische Seite des Vererbungsvorganges mit chemisch-physikalischen Vorgängen in Beziehung brachten.

Zu diesen Grundtatsachen tritt nun eine Grundannahme, welche zahlreiche und gerade führende Genetiker aus ihren Versuchen ableiten zu müssen glauben und das ist die von der Konstanz, der Unveränderlichkeit, der Stabilität der Gene, welche vor allem aus den Erfahrungen bei der Kultur in reinen Linien und aus der mendelistischen Faktorenanalyse abgeleitet wurde.

Aus dieser Annahme der Stabilität der Gene ergeben sich alle Inkongruenzen zwischen der Evolutionslehre und der Vererbungslehre, ja sie müssen sich daraus ergeben.

Sehen wir uns zunächst die Konsequenzen dieser Annahme an und erörtern wir dann, ob denn diese Konsequenzen unvermeidbar sind.

Die Annahme von der Stabilität der Gene führt zunächst zu der Anschauung, daß Mutation und Neukombination von Genen bei Kreuzung als die einzig experimentell nachgewiesenen Wege der Neubildung von Biotypen anzusehen sind. Dabei sind als Mutationen Änderungen des Genotypus gemeint, welche auch nicht auf Veränderung der Gene selbst beruhen, sondern auf einer auf verschiedene Ursachen zurückführbaren Verschiebung im Gleichgewichtszustande des Genenkomplexes, bei der in einer großen Zahl der Fälle auch wieder Heterozygotie eine Rolle spielt.

Der Versuch auf diese Weise die Entstehung neuer Biotypen ganz allgemein zu erklären, hat zunächst, nachdem die Funktionsgemäßheit der Organismen nicht geleugnet werden kann, bei vielen Forschern zu einer völligen Wiederbelebung der Darwinschen Selektionstheorie geführt. Die Selektion soll aus der Unzahl der auftretenden richtungslosen Neukombinationen und ebenso richtungslosen mutativen Abweichungen die funktionsgemäßen durch Ausschaltung anderer Biotypen fördern. Es handelt sich also um eine völlige Rückkehr zu den Anschauungen Darwins, nur mit dem Unterschied, daß der vague Begriff

der Variabilität durch die Begriffe Neukombination und Mutation im engeren Sinne ersetzt wird. Es würde hier zu weit führen und zu sehr auf eine Wiederholung von allgemein Bekanntem hinauslaufen, wenn ich darlegen wollte, warum wir im Laufe der letzten Jahrzehnten geradezu zwangsläufig zu der Anschauung kommen mußten, daß die Selektion von allergrößter Bedeutung im Naturgeschehen, speziell beim Werden der Organismen ist, indem sie als Regulator bei allen genetischen Prozessen das Nichtfunktionsgemäße ausschaltet, ja ausrottet, daß sie aber zur Erklärung des Evolutionsphänomens nicht ausreicht.

Die Situation hat sich durch die moderne Vererbungsforschung gar nicht geändert, denn der Genetiker verläßt in dem Momente, in dem er sich für die reine Selektionslehre entscheidet, auch den Boden der experimentellen Forschung und wird zum Theoretiker.

Bei der Einschätzung der Bedeutung der Selektion für den Entwicklungsgang der Organismenwelt hat immer der Vergleich der Vorgänge in der Natur mit jenen bei künstlicher Züchtung eine verhängnisvolle Rolle gespielt. Und doch handelt es sich dabei um zwei grundverschiedene, ja geradezu gegensätzliche Vorgänge. Der Züchter treibt positive Selektion, indem er wirklich die ihm erwünschten Abweichungen vom Typus zielbewußt fördert: die Natur arbeitet nur im negativen Sinne durch Ausschaltung des zweifellos Ungeeigneten.

Mich erinnert das Vorgehen der unbedingten Anhänger der reinen Selektionslehre als Erklärung für die organische Entwicklung immer an das Verhalten des Wanderers, der einen schönen Weg einschlägt und, ohne ihn zu Ende zu gehen, sich denkt, der Weg ist gut, der Weg ist schön, er wird schon ans Ziel führen.

Aber noch viel weitergehende, mit den Erscheinungen der Evolution noch weniger in den Einklang zu bringende Anschauungen hat die Annahme der Stabilität der Gene zur Folge gehabt.

Der Umstand, daß zahlreiche experimentell festgestellte Mutationen Verlustmutationen sind, hat auch zu der allerdings in ihrem Sinne konsequenten Auffassung geführt, daß die Evolution nur phänotypisch eine Entwicklung vom Niederen zum Höheren sei, daß sie genotypisch eigentlich eine fortschreitende Degeneration darstellt. Es bedarf keiner ausführlichen Darlegung, daß diese Auffassung allen Erscheinungen der Evolution widerspricht.

Die extremste, wenn auch konsequenteste Nutzanwendung der Lehre von der Stabilität der Gene ist die Anschauung, daß neue Gene

überhaupt nicht entstehen, sondern, daß die ganze Fortentwicklung der Organismenwelt auf Neukombination der schon in den ungegliederten Organismen wirksamen Gene beruhe, wobei natürlich nicht bloß an Neukombination der Gene an und für sich, sondern auch an eine Verschiebung ihres quantitativen und Reaktionsverhaltens gedacht werden könnte. Ganz abgesehen davon, daß eine solche Auffassung im wesentlichen nur eine Verschiebung des ganzen Problems bedeutet, da sie die Frage nach der Herkunft dieser Urgene offenläßt, daß sie die früher erwähnten Begleiterscheinungen der Evolution ganz ungeklärt läßt, führt sie schließlich auf einen Irrweg.

Es ist unendlich verlockend, Vorgänge in der belebten Welt auf solche der unbelebten zurückzuführen oder sie wenigstens mit ihnen zu vergleichen. So hat es auch etwas Verlockendes an sich, die Mannigfaltigkeit der Organismenwelt mit der Mannigfaltigkeit der unbelebten Natur zu vergleichen. Wir wissen ja, welche Fülle von Erscheinungen auch diese aufweist und wie hier aus relativ wenigen Elementen die Unzahl von chemischen Verbindungen mit ihren verschiedenen Eigenschaften und Reaktionsfähigkeiten hervorgegangen ist; wir wissen, wie die Verschiedenheit der die Erdrinde aufbauenden Gesteine im Zusammenhang mit einer relativ geringen Anzahl von Komponenten steht. Hier handelt es sich um eine Mannigfaltigkeit infolge von Kombination von Elementen, bei welchen diese selbst eine Veränderung nicht erfahren haben. Und doch ist das Ergebnis ein ganz anderes. Nicht in der Mannigfaltigkeit allein drückt sich das Resultat der organischen Evolution aus, sondern vor allem in der gerichteten morphologischen und physiologischen Differenzierung mit all ihren Begleiterscheinungen. Wozu die Unveränderlichkeit der bedingenden Elemente führt, das zeigt uns die unbelebte Welt: einen auch nur analogen Vorgang für die Organismenwelt annehmend heißt gerade das ausschalten, was für alles Belebte charakteristisch ist. Daß ich hierbei an nichts „Vitalistisches“ denke, sei betont.

Das Wiederaufleben der reinen Selektionslehre, die Auffassung der Evolution als eines Prozesses fortschreitender Degeneration, der Vergleich der Mannigfaltigkeit der Organismen mit der Mannigfaltigkeit in der unbelebten Natur, das sind die Ergebnisse der mehr oder minder konsequenten Anwendung der Annahme von der Unveränderlichkeit der Gene, das sind die Ergebnisse, welche ich einleitend meinte, als ich von dem uns so überraschenden Gegensatz zwischen den Anschauungen der Vererbungslehre und jenen der Evolutionslehre sprach.

Diese Feststellung des Ausgangspunktes für die Gegensätzlichkeit bietet die Möglichkeit der Erörterung der Frage, worin denn der tiefere Grund für das Entstehen dieser Gegensätzlichkeit gelegen ist.

Die Anschauung von der Stabilität, der Unveränderlichkeit der Gene ist abgeleitet worden, wie ich schon sagte, von der experimentellen Untersuchung der Erbllichkeit in reinen Linien und von dem auf breitester Basis erfolgten Studium der Erblchkeitserscheinungen bei vorgenommenen Kreuzungen. Daß Kultur in reinen Linien nur unter ganz bestimmten Voraussetzungen etwas über die Veränderlichkeit der Gene aussagen könnte, ist klar. Daß Tausende von Erscheinungen, welche bei Kreuzungsexperimenten beobachtet wurden, sich nur durch die Annahme der Unveränderlichkeit der Gene erklären lassen, ist sicher, und es ist daher verständlich, daß für den experimentell arbeitenden Mendelisten diese Annahme geradezu axiomatischen Charakter annimmt. Und doch müssen wir uns darüber klar sein, daß die angewendete Methode eben zunächst nur Aufklärung geben konnte über jenen Erscheinungsbereich auf den sie sich erstreckte. Es ist darum ganz verständlich, wenn der Mendelismus jene Gruppe von modifizierter Vererbung aufklären konnte, welche auf Kreuzung beruht, fraglich ist nur, ob damit das ganze Gebiet der modifizierten Vererbung erfaßt wurde.

Wenn ich dies sage, möchte ich ja nicht mißverstanden werden in dem Sinne, als wenn ich auch nur im entferntesten die so bewährte und erfolgreiche Methode des Mendelismus irgendwie bemängeln wollte. Sie war für die Erforschung der Erscheinung der Vererbung die zunächst einzig mögliche. Das was ich damit sagen möchte, ist, daß ich glaube, daß die mehrfach erwähnte Gegensätzlichkeit zwischen den Ergebnissen der Erblchkeitslehre und der Evolutionslehre darauf zurückzuführen ist, daß die experimentelle, in erster Linie auf dem Kreuzungsversuche beruhende Erblchkeitslehre noch nicht das ganze Problem der modifizierten Vererbung der Vererbungsdurchbrechung methodisch in Angriff genommen hat.

Damit will ich also sagen, daß es mir zweifellos erscheint, daß durch Neukombination von Anlagen bei Kreuzung, durch kleine richtungslose Mutationen neue Biotypen entstehen können, daß ich aber bezweifle, daß damit die Zahl der Möglichkeiten erschöpft ist und daß damit gerade jene Möglichkeiten aufgeklärt sind, welche für das Evolutionsphänomen von ausschlaggebender Bedeutung sind.

Um wenigstens anzudeuten, an welche weitere Möglichkeiten zu denken ist, möchte ich in Kürze nur einige Probleme streifen, deren

Klarstellung vom Standpunkte der Evolutionslehre anzustreben ist. Es sind allerdings keine neuen Probleme.

Da ist zunächst die Frage zu erörtern, ob der genotypische Konstitutionskomplex der in der Organismenwelt zu konstatierenden Typen höherer Ordnung ebenso auf mendelnden unabhängigen Genen beruht wie die Rassen- und Artmerkmale. Die Beziehungen dieser Frage zum Evolutionsproblem sind klar. Die Frage ist experimentell sehr wenig geprüft worden, wenn auch der Nachweis der Zurückführbarkeit von Artunterschieden auf relativ wenige pleiotrope Gene auf eine bestimmte Antwort hindeutet; sie ist oft gestreift worden durch den Hinweis darauf, daß alle durch Neukombination oder Mutation im Kreuzungsexperiment erzielten Veränderungen niemals die Gattungs-, kaum die Artgrenzen überschritten haben oder anders ausgedrückt, daß eine noch so abgeänderte, im Experiment gewonnene *Drosophila*-, *Antirrhinum*- oder *Oenothera*-Form denn doch immer die Unsumme von Eigentümlichkeiten aufwies, welche die Gattung charakterisiert.

Mit dieser Frage innig verknüpft ist die, ob die genetische Konstitution überhaupt nur auf der Auswirkung der an die Chromosomen des Kernes gebundenen Gene beruht oder ob wir neben diesen noch einen zweiten, etwa im Plasma lokalisierten Komplex von Vererbungselementen anzunehmen haben. Auch diese Frage ist mit den Methoden des Mendelismus schwer erfaßbar, da Bastarde genotypisch stark verschiedener Biotypen bekanntlich durch ihre Sterilität den Versuchen eine Schranke setzen. Da bilden Organismen mit lang hinausgezogener haploider Phase ein willkommenes Untersuchungsobjekt. Und Versuche mit Moosen haben bekanntlich die Frage mit einem „Ja“ beantwortet.

Am wichtigsten erscheint mir die experimentelle Untersuchung des Einflusses, den Außenwirkungen verschiedenster Art, speziell bestimmt gerichteter Lebenslagen, direkt oder indirekt auf die genotypische Konstitution ausüben können. Ich weiß, daß ich mit Berührung dieser Frage einen der empfindlichsten Punkte der modernen Vererbungslehre antaste. Die Überzeugung von der Unveränderlichkeit der Gene hat zu einer schroffen Ablehnung ihrer Beeinflußbarkeit durch sogenannte Außeneinwirkungen geführt und zu einer geradezu leidenschaftlichen Ablehnung aller Anschauungen, denen nur irgendwie der Verdacht sogenannter „lamarckistischer“ Neigungen anhaftet. Ich gebe ohne weiteres zu, daß die Kritik, welche an vielen Versuchen und Deutungen bezüglich eines Einflusses der Außenbedingungen geübt wurde, durchaus berechtigt ist, wenn sie auch manchmal zu weit geht und zu recht ge-

künstelsten Annahmen führt. Dagegen muß mit Nachdruck betont werden, daß von all den Vererbungsforschern, welche die Auffassung, daß Außenwirkungen direkt oder indirekt die genotypische Konstitution beeinflussen können, mit schärfster Kritik gegenüberstehen, keiner noch planmäßige Experimente zur Prüfung der Frage anstellte. Mit bloßer Kritik ist der Fragenkomplex nicht zu erledigen. Planmäßige, in der ganzen Fragestellung und Methodik unseren heutigen Erfahrungen entsprechende Untersuchungen sind eine Forderung der Zeit.

Nicht uninteressant ist es in diesem Zusammenhange zu erwähnen, daß fast allen Forschern, welche auf dem Boden der Unveränderlichkeit der Gene stehend sich schroff ablehnend gegen die Möglichkeit der genotypischen Beeinflussung durch Außenfaktoren äußern, bewußt oder unbewußt denn doch immer Äußerungen entschlüpfen, welche eine solche Beeinflussung nicht ausschließen. Ich will da nur zum Belege ein paar Worte zitieren, welche Johannsen, ein in dieser Frage gewiß unverfänglicher Zeuge, ausspricht: „Wie gesagt, sind wohl alle darüber einig, daß wenigstens durch gewisse — leider noch unbekannte — äußere Beeinflussungen unter — leider noch erst zu erforschen — günstigen Umständen genotypische Änderungen hervorgerufen werden können. Wenigstens drei Wege solcher Beeinflussungen sind hier formell möglich. Erstens eine direkte Änderung der genotypischen Konstitution des Gesamtorganismus. Zweitens eine direkte Beeinflussung der Gameten bzw. der embryonalen Gewebe. Und drittens eine Beeinflussung des enger begrenzten Körpers, bzw. gewisser Körperteile, von welchen alsdann eine Beeinflussung der Gameten, bzw. der embryonalen Gewebe ausgehen sollte. Gegen die ersten beiden Wege hat niemand etwas einzuwenden.“

Der auf dem Gebiete der Vererbungsforschung experimentell Arbeitende hat das Recht, sich sein Arbeitsgebiet abzustecken, er kann sich auf den Standpunkt stellen, daß es nicht seine Sache sei, die Konsequenzen seiner Erfahrungen für andere Zweige der Wissenschaft zu ziehen. Seine Arbeit wird dadurch nur an Unbefangenheit gewinnen. Das ist der Standpunkt, den auch z. B. Johannsen, um ihn nochmals zu zitieren, einnimmt, wenn er sagt: „Wir haben immer wieder zu betonen, daß die Entstehungsgeschichte als solche (die Phylogenese) der genotypischen Konstitutionen für die Vererbung völlig irrelevant ist; die Konstitution wie sie zu gegebener Zeit vorliegt, ist bei gegebener Lebenslage das allein Entscheidende in bezug auf die Ontogenese.“

Wenn wir aber von der Betrachtung eines anderen großen Naturphänomens, wie der Evolution der Organismen, zu dem Resultate gelangen, daß die Ergebnisse der Vererbungslehre noch nicht ausreichen, um der Aufklärung dieses Phänomens wesentlich näher zu treten, so liegt darin kein Vorwurf, sondern nur die Konstatierung der uns hinlänglich bekannten Tatsache, daß wir nur langsam mit sehr kleinen Schritten der Beantwortung der großen Fragen näher kommen, welche die Natur an uns stellt.

Es ist in der menschlichen Natur begründet, daß der einzelne in dem kurzen Zeitraume seines irdischen Daseins die Klärung der ihn fesselnden Probleme erleben möchte: die sich daraus ergebende Ungeduld hat schon oft zu verfrühter und darum verfehlter Verallgemeinerung an und für sich richtiger Erkenntnisse geführt. Die moderne Vererbungsforschung ist im Rechte, wenn sie sich von dieser Ungeduld nicht beirren läßt, wenn sie ruhig mit ihrer exakten Methodik weiter arbeitet. Sie erwirbt sich aber ein großes Verdienst, wenn sie dabei ihr Arbeitsgebiet ausdehnt auf Fragen, auf deren Beantwortung andere Forschungsgebiete warten. Auf einige solche Fragen, welche für den Ausbau der Evolutionslehre von grundlegender Bedeutung sind, Ihre Aufmerksamkeit zu lenken, das war der Zweck meiner heutigen Ausführungen.

Zur Theorie der Crossing-over-Erscheinungen

Hans Winkler

Institut für allgemeine Botanik der Universität Hamburg

Referat

(Die ausführliche Arbeit erscheint als selbständige Veröffentlichung)

Die Crossing-over-Theorie ist aufgestellt worden, um zu erklären, daß bei Koppelung von Genen, dann also, wenn Gene im gleichen Chromosom lokalisiert sind, in den Gameten abweichende Gen-Kombinationen auftreten können. Sie erklärt es durch die Annahme, daß zwischen den homologen Chromosomen gewisse Gene ausgetauscht werden derart, daß in der Heterozygote das in dem einen Chromosom liegende dominante Gen an den Ort in dem anderen Chromosom hinüberkreuzt, wo das entsprechende rezessive Gen lag, das seinerseits den früheren Ort des dominanten Gens einnimmt. Man kann nun aber das Auftreten der abweichenden Genkombinationen auch umgekehrt damit erklären, daß die zu einem Allelomorphenpaar gehörigen Gene ihren Ort beibehalten, aber ihren Charakter austauschen derart, daß in einem bestimmten Prozentsatz das dominante Gen zum rezessiven wird, das rezessive zum dominanten. In dem Vortrag wird gezeigt, wie auf Grund dieses, die Konversion der Gene genannten Vorganges in Verbindung mit der Theorie der eindimensionalen Anordnung der Gene in den Chromosomen sich in der Tat die empirisch beobachteten Zahlenverhältnisse im Auftreten abweichender Gen-Kombinationen ebensogut ja meistens wesentlich besser verständlich machen lassen als mit der Crossing-over-Hypothese.

Vorträge der Sektionen

(in alphabetischer Reihenfolge der Autoren)

The Inheritance of Variegation in some Ferns

Irma Andersson

The John Innes Horticultural Institution, Merton-London

Abstract

In variegated sporophytes of *Polystichum angulare* each sporangium — representing a green cell — forms four types of gametophytes: green, two types of variegated and white, the last type being non-viable.

The one type of variegated prothallium has the plastids in the white part less coloured than the other type. White cells of the latter type frequently go green as the prothallium becomes older, whereas in the former they remain white. The latter type, but not the former, can be derived from a green sporophyte. At a certain stage the two types may be indistinguishable.

The white part of the former type of variegated prothallium, fertilised (as ♀ or ♂) with any green gamete gives rise to variegated sporophytes. The gametophytes derived from these are always of the four types and formed in the same ratio from each sporangium. The green parts of variegated prothallia and wholly green prothallia give green sporophytes which breed true or segregate in various ways: a) only at reduction division, b) only in gametophytic tissue, c) both at reduction and in gametophytic tissue (in different ratios in different sporophytes).

On germination of the spores the first cells of the variegated prothallia are always green. The white part is formed suddenly in the vegetation point. Subsequently green cells may be formed again in the vegetation point. The prothallium is thus more or less transversely banded with phenotypically as well as genotypically different tissue. The alteration is sudden, not gradual.

The evidence from the progeny, derived in various ways by self-fertilising and cross-fertilising one and the same prothallium with others

from sporophytes of known segregation type, and further the evidence from using the various parts of the prothallia, shows that the phenomenon is not due to mutation of genes. It seems likely that the different genes brought together influence each other in the soma and cause the sudden and repeated alteration of the genetic properties, constant for each plant.

As a consequence moreover certain stable situations are created at other points, for instance at reduction division. The assumption has been strengthened by the results of hybridisation between very different varieties, known to be true-breeding green forms.

Variegated sporophytes of *Scolopendrium vulgare* produce from the spores prothallia which are either fully green or various shades of paler green (all viable). The fully green prothallia, whether self-fertilised or crossed with green prothallia from the same or any other sporophyte, give rise to ferns which are wholly green and breed true. The pale prothallia when bred together or crossed (either as ♂ or ♀) with dark greens from any source, or each one self-fertilised, give variegated ferns only. A curious feature in this case is that the 64 spores in any one sporangium are commonly not mixed but exclusively of the one kind or the other, giving rise either to all green or all pale prothallia. Since here there can be no question of missing spores, the conclusion that segregation happens in sporophytic somatic tissue, long before spore formation, is inevitable. There is no segregation in haploid tissue.

Il Diploidismo e il Tetraploidismo dell' *Artemia salina*

Cesare Artom

Istituto Zoologico della R. Università di Pavia

Le mie ricerche sulla biologia e sulla citologia dell' *Artemia salina* diploide e tetraploide mi hanno permesso di illustrare ampiamente e già da molti anni, la sicura correlazione che esiste in tale fillopodo tra partenogenesi e tetraploidismo da una parte; e diploidismo ed anfigonia dall' altra. Ma ciò che soprattutto interessa si è il fatto che nell' una e nell' altra *Artemia* sia l' assetto diploide, sia quello tetraploide si conserva integro e continuativo anche nelle cellule somatiche; per modo che le due *Artemie* si differenziano molto bene anche al semplice esame citologico delle cellule di qualsivoglia tessuto. Risulta infatti dalle mie ricerche che le due *Artemie* offrono, nelle condizioni naturali una esplicita conferma delle note leggi di Boveri sulla dipendenza tra grandezza cellulare e nucleare e numero dei cromosomi; per modo che, conformemente alle leggi suddette, l'*Artemia* tetraploide (provenendo da un uovo a 84 cromosomi) è costituita in tutti i tessuti, di cellule e di nuclei molto più grandi di quelli dell' *Artemia* diploide, la quale proviene invece da un uovo a soli 42 cromosomi.

La differenza nella grandezza nucleare e cellulare è così evidente, che è assai facile, anche senza dovere ricorrere all' esame citologico delle cellule sessuali, separare le *Artemie* delle varie località in *Artemie micropireniche* (a nuclei piccoli) e in *Artemie macropireniche*, cioè a nuclei grandi; anche solo ispezionando e comparando le cellule dell' epitelio intestinale.

Era naturalmente importante cercare altresì di determinare in seguito se, data questa diversa grandezza nucleare, le due *Artemie* fossero costituite di un numero di cellule approssimativamente eguale. Tale determinazione presenta gravi difficoltà, perchè anzitutto non si è mai sicuri che l' individuo che si esamina abbia raggiunto dimensioni

definitive; in secondo luogo perchè l'*Artemia salina* è un organismo enormemente variabile nelle dimensioni, a seconda delle condizioni di ambiente in cui cresce e vive. Confrontando però identici stadi post-embrionali è assai facile persuadersi che le due *Artemie* sono costituite di un numero di cellule approssimativamente eguale. Tale regola è poi assoluta per quanto riguarda gli elementi cellulari così detti perenni: per esempio le cellule dei ganglii della catena gangliare ventrale. Evidentemente: se l'*Artemia* tetraploide ha lo stesso numero di cellule dell'*Artemia* diploide, siccome possiede cellule molto più grandi, essa deve necessariamente presentare caratteristiche di gigantismo. Ed è precisamente quello che risulta per lo più evidente in qualunque condizione; ma specialmente quando, come si è detto, si confrontino stadi embrionali identici. Se poi un'*Artemia* tetraploide non raggiunge le dimensioni di un'*Artemia* diploide, il fatto non deve stupire. Vengono in tale caso realizzate quelle stesse condizioni per cui l'*Oenothera gigas* var. *nanella* presenta bensì le cellule più grandi, ma possiede contemporaneamente caratteri di *nanismo*, in causa della limitata proliferazione cellulare: e ciò non ostante che siasi rigorosamente mantenuto l'assetto tetraploide.

Perchè, ci si può ora domandare, il tetraploidismo non è sempre correlato col fenomeno del gigantismo? Perchè, per esempio, le uova tetraploidi di Echinidi nelle note esperienze di Boveri, producono larve con cellule più grandi, ma in numero limitato, e precisamente metà di numero in confronto con le larve provenienti da uova diploidi? Io ho trattato con una certa ampiezza tale questione in parecchie miei lavori; e posso quindi limitarmi ad una semplice considerazione. Evidentemente, non basta che un uovo abbia raddoppiata la massa di sostanza cromatica, perchè esso possa dare embrioni giganti. Assai probabilmente la possibilità che l'uovo possa sviluppare embrioni giganti, deve essere legata ad un'altra condizione: e che cioè non sia solamente raddoppiata la sostanza cromatica; ma si trovino altresì in condizione bivalente tutte le sostanze organo-formative nell'uovo, quando esso inizia lo sviluppo. Tali io credo sono le condizioni in cui trovasi l'uovo dell'*Artemia* tetraploide; e così in tal modo se ne spiega il gigantismo.

Già di per sè questi due caratteri morfologici: e cioè la maggior grandezza nucleare e cellulare e il gigantismo possono servire a separare sistematicamente l'*Artemia* diploide da quella tetraploide. Ma vi è di più. Comparando gli identici stadi post embrionali delle due *Artemie*, ce si persuade immediatamente che gli embrioni tetraploidi devono

avere una crescita più rapida. Il differenziamento è infatti assai più precoce per quanto specialmente riguarda i gangli ottici, gli occhi laterali, e l'occhio medio. Inoltre ancora, forse in conseguenza di questa crescita più rapida, il margine esterno del capo degli embrioni tetraploidi è rettilineo; e mai così arrotondato, come invece lo è negli embrioni diploidi.

Siamo così di fronte ad un caso veramente tipico: al nuovo assetto tetraploide è indubbiamente correlata una costituzione genetica tutta nuova. Essa si estrinseca con la partenogenesi indefinita e con nuove e bene definite caratteristiche somatiche. Perciò, sciogliendo tutto il mio precedente riserbo, sono indotto oggi a concludere, che possiamo considerare l'*Artemia* diploide una specie sistematicamente separabile dall'*Artemia* tetraploide.

Oggi la letteratura sul legame genetico tra specie e razze poliploidi è divenuta realmente imponente. Ma il legame genetico che probabilmente unisce le *Artemie* diploidi con quelle tetraploidi, non è ancora stato scoperto. Io non ho fatto al riguardo se non delle ipotesi, in base a qualche fatto da me osservato.

Secondo il mio parere cioè, la condizione tetraploide può nell'*Artemia salina* essere raggiunta in due modi: o mediante l'unione di due gameti dell'*Artemia* diploide che non abbiano subito i processi riduzionali cioè con 42 cromosomi; oppure mediante la copulazione del 1°-globulo polare con la vescicola germinativa di un uovo dell'*Artemia* diploide, sempre a numero non ridotto di cromosomi.

Per controllare ambedue le ipotesi, dovrebbero essere studiate biologicamente e citologicamente le *Artemie* di quelle località (per esempio Odessa e lago salato di Utah) in cui pare sieno mescolati insieme stipiti anfigonici e stipiti partenogenetici.

Io addito molto volentieri questo campo di ricerche, che mi pare possa condurre ad osservazioni molto interessanti. Forse, mercè gli sforzi comuni, potrà essere definitivamente risolto il problema se è realmente da intepretarsi come un fenomeno evolutorio l'acquisizione nell'*Artemia salina* del tetraploidismo e della partenogenesi indefinita. Inoltre vi è ancora da tentare un'esperienza che può condurre a risultati oltremodo importanti. Devesi cioè osservare se è possibile fecondare un gamete diploide (a 42 cromosomi) con un gamete aploide (a 21 cromosomi). Non è inverosimile che possano essere prodotti in tal modo dei nuovi embrioni di *Artemia*, con assetto cromosomico triploide.

The Problem of the Tortoiseshell Male Cat

Ruth C. Bamber (Mrs. Bisbee) and E. Catherine Herdman

Zoology Department, University of Liverpool

The inheritance of black, yellow and tortoiseshell in cats is complicated and not clearly understood.

The normal results of matings involving these colours are as follows:-

Black	♀ × Black ♂ =	Black ♂♂ : Black	♀♀.
Yellow	♀ × Yellow ♂ =	Yellow ♂♂ : Yellow	♀♀.
Black	♀ × Yellow ♂ =	Black ♂♂ : Tortoiseshell	♀♀.
Yellow	♀ × Black ♂ =	Yellow ♂♂ : Tortoiseshell	♀♀.
Tortoiseshell	♀ × Black ♂ =	Black ♂♂ : Black	♀♀.
		Yellow ♂♂ : Tortoiseshell	♀♀.
Tortoiseshell	♀ × Yellow ♂ =	Yellow ♂♂ : Yellow	♀♀.
		Black ♂♂ : Tortoiseshell	♀♀.

Thus black and yellow breed true and tortoiseshell is the heterozygote but appears only in the female.

These facts can be explained equally well by assuming:

(1) that both black and yellow are sex-linked,

or

(2) that one colour only is sex-linked and that it is completely dominant over the other in the male, incompletely dominant in the female.

From our own work it seems probable that there is no sex-difference in dominance. Practically all yellow cats which we have examined, whether male, female or neuter, have been found to have a few scattered black hairs and this fact seems to us to make it very improbable that there is any sex-difference in dominance in the two colours. If there is not, then the only alternative is that both colours are sex-linked.

Now if both colours are sex-linked they cannot normally appear together in the male.

Nevertheless tortoiseshell males do occasionally appear.

There seems to be no rule in regard to their origin, for they have been recorded from the following matings:—

- 4 from Tortoiseshell ♀ × Yellow ♂
- 1 from Black ♀ × Yellow ♂
- 2 from Siamese ♀ × Yellow ♂
- 1 from Tortoiseshell ♀ × Black ♂
- 2 from Blue ♀ × Blue ♂

Most of these records, however, have been obtained from breeders for the Cat Fancy and as their matings are not always carried out under scientific control such records must necessarily be open to doubt.

In regard to the breeding behaviour of tortoiseshell males very little is known, for not only are they extremely rare but also, when they do occur, they are nearly always sterile. One fertile tortoiseshell male is recorded. He was mated chiefly, if not exclusively, with tortoiseshell females and no detailed record was kept of his progeny. He is said to have sired tortoiseshells, yellows and an occasional black: he never sired a tortoiseshell son.

Thus with uncertain records as to origin and only one very indefinite record of breeding behaviour the gametic constitution of the tortoiseshell male is necessarily unknown.

If both black and yellow are sex-linked there are several theoretical possibilities. He may have:

- (1) Yellow on the X chromosome with black attached owing to non-disjunction, or
- (2) Black on the X chromosome with yellow attached owing to non-disjunction, or
- (3) Yellow on the X chromosome and black on the Y chromosome, or
- (4) Black on the X chromosome and yellow on the Y chromosome or
- (5) Two X chromosomes, one carrying black and the other carrying yellow, sex being reversed by some influence other than chromosomes.

Recently, by great good fortune, we have obtained a fertile tortoiseshell male. We did not breed him and cannot, therefore, speak with certainty as to his origin. In colour he is tabby-tortoiseshell and white. Tabby-tortoiseshell is tabby and yellow instead of the more usual black and yellow. Tabby is simply black with a ticking factor added. This ticking factor, which turns black into tabby, has no visible effect on the yellow. Its inheritance is quite independent of both black and yellow

and its presence in our male, therefore, does not in any way complicate the breeding results. For the sake of simplicity it may be disregarded, tabby simply being counted as black. The white also may be disregarded, white-spotting being due to a separate factor, or set of factors, and having no connection with the inheritance of black and yellow.

Since obtaining this tortoiseshell male we have been able to use him in only a limited number of matings but the results, so far as they go, are of interest, especially as they are the only ones of their kind on record.

Mated with black females he has produced only black sons and tortoiseshell daughters exactly as though he were yellow. We have mated him with only one yellow female and unfortunately she became ill and the kittens were aborted. Before coming into our possession he was mated, by his previous owner, to a tortoiseshell female and sired two yellow females. This mating is practically certain but is was not actually made by us. We mention it here only because, up to date, we have no records of our own of matings with yellow or with tortoiseshell.

From these results certain facts emerge. Apparently his X chromosomes carry yellow, for so far he has transmitted it to all his daughters. The fact that when mated with a tortoiseshell female he produced yellow daughters proves that his yellow has no black attached. It is improbable that he has two X chromosomes for he has produced both male and female progeny. It looks as though the black must be on his Y chromosome. If that is the case he should produce tortoiseshell sons when mated with yellow females — or with tortoiseshell females. Whether he will do so or not remains to be seen. If he does not we shall have to reconsider the whole subject of the inheritance of black, yellow and tortoiseshell.

But whatever results we may obtain, the fact remains that the previously recorded fertile tortoiseshell male did not sire tortoiseshell sons when mated with tortoiseshell females, and this fact demands an explanation.

It may be that we shall still have to re-examine the possibility of a difference in dominance in the two sexes and to look to some degree of sex-reversal for the key to the problem of the tortoiseshell male. At present the whole question is absolutely open.

References

- Bamber, Ruth C. "Genetics of domestic cats" *Bibliographia Genetica* III, 1927. (Survey of literature up to end of 1924.)

Bamber, Ruth C. and E. Catherine Herdman. Journ. Genetics, 1927, vol. XVIII, no. 1; also Journ. Genetics, 1927, vol. XVIII, no. 2.

Tjebbes, K. and Chr. Wriedt. Journ. Genetics, 1926, vol. XVII, no. 2.

Discussion

Mr. **Wriedt-Ski** suggests the possibility of explaining the tortoiseshell males by crossing-over between the X- and Y-chromosomes.

Mrs. **Bisbee:** As Dr. Wriedt suggests, crossing-over between X- and Y-chromosomes would cause Y to carry one colour. Such a Y-chromosome might give rise to a tortoiseshell male. But if this were the case tortoiseshell males should give some tortoiseshell sons when mated with tortoiseshell females. This very mating was, however, carried out many times with the previously recorded fertile male and he never produced a single tortoiseshell son although he was used for breeding for many years.

Inheritance in Parthenogenesis and in Sexual Reproduction in Cladocera

A. M. Banta and Thelma R. Wood

Department of Genetics, Carnegie Institution of Washington,
Cold Spring Harbor, L. I., N. Y.

In this investigation we have attempted (1) to observe the occurrence and (2) to follow the behavior of mutations in parthenogenesis. We have found that mutations occur in parthenogenesis and that these mutant characters after their origin undergo further mutative changes. (3) We have followed certain of these mutations through sexual reproduction. They behave as normal Mendelian characters and thus our studies on inheritance in parthenogenesis may be linked up with the very many other studies on inheritance of Mendelian characters.

Inheritance in parthenogenetic reproduction.

For parthenogenetic reproduction our Cladocera are reared individually in wide-mouthed glass bottles, each containing about 75 c. c. of culture medium (a brei of stable manure). In parthenogenesis (at 20° C) they produce a generation each week from eggs which do not undergo chromatic reduction during the maturation process. This last fact is of especial interest since, because of it, segregation does not occur and all the parthenogenetic descendants of any individual should be genetically precisely alike except as a mutation occurs.

Five characters have been studied in parthenogenetic reproduction, two in *Simocephalus exspinosus* and three in *Daphnia longispina*. Changes in reactiveness to light and in the degree of sex intergradedness were studied in the former species.

Changes in reactiveness to light were studied by means of selection. This study has been published and it will suffice to say here that mutative changes were utilized in establishing, from a common origin, two markedly different lines. Selection was continued for 181 generations. At the end the more reactive strain had a reaction time only one fourth

as great as that of the strain selected for slight reactivity to light. Curves showing the history of this study have several points suggestive of mutative change. The difference in reactivity to light was checked up and found to persist $2\frac{1}{2}$ years later, — 65 generations after selection was discontinued.

The study of the inheritance of sex intergradedness in parthenogenesis in *S. exspinosus* was likewise by means of selection. In the high strains individuals selected as mothers were those fairly highly intergrade in character. In other strains only mothers very slightly intergrade or not even manifesting the intergrade characters at all were selected as mothers. No effort was made to get the high strains particularly high for the character because sterility would then occur. With the low strains however changes occurred sooner or later. (1) They were often obviously abrupt. (2) More than a single change (mutation) occurred in most strains and (3) once a change occurred there was no return toward the former level.

Sex intergradedness in *Daphnia longispina* was subjected to selection and has a history similar to that related above. In addition return selection was practiced. Return selection was likewise successful.

The excavated head character appeared first in September, 1921, in the 249th generation of one of our laboratory strains of *D. longispina*, — one of the strains then being selected for sex intergradedness. This mutation reappeared independently in three other strains within the following year. Like the sex intergrade character in both *S. exspinosus* and *D. longispina* it is variable in its manifestation. It has been subjected to many generations of selection, in two high and three low strains. The three low strains have reached a level (approximately 0.15), only about one fourth as high as that (0.64) consistently held before selection begun; while the high strains are more than three times as high (approximately 2.00) as they were before the selection period began. In other words, although having an origin in common with the low strains, the high strains are now twelve times as high as the low in their manifestation of this character. These genetic differences obviously involve steps or grades of which there are at least three between the low and the high strains for this character.

All these characters appeared as mutations, have been found to be definitely inherited in parthenogenesis and to be subject to rather frequent mutations affecting the degree of the manifestation of the particular character involved.

Inheritance in Sexual Reproduction.

It becomes of interest to learn how these characters behave in sexual reproduction. In sexual reproduction in Cladocera, unlike in parthenogenesis, chromatic reduction occurs in the formation of both the sexual egg and the sperm cells. Hence genetic segregation and recombination are to be expected.

Table I
Inheritance of Excavated Head (EH)

Types of matings	Total yg tested	EH	Normal	Calculated EH	Dev./P.E.
A. "Wild"♀ × "Wild"♂	34	0	34	0	
B. EH♀ × EH♂	7	3	4	$5\frac{1}{4} \pm 1.20$ (3 to 1)	1.9
C. "Wild"♀ × EH♂	118	62	56	59 ± 3.66 (1 to 1)	.8
D. EH♀ × "Wild"♂	64	26	38	32 ± 2.70 (1 to 1)	2.2
Total C's and D's	182	88	94	91 ± 4.55 (1 to 1)	.7
C's and D's tested further	55	25	30	$27\frac{1}{2} \pm 2.50$ (1 to 1)	1.00

Sexual reproduction is difficult to obtain and our early efforts entirely failed. Later, however, by culturing larger numbers of bottles we were able to obtain sexual eggs and males in sufficient numbers to make the proper matings. (Males are obtained, parthenogenetically, by crowding the mothers moderately. Sexual eggs occur under similar conditions but ordinarily not until the culture medium has aged and become somewhat spent.)

The fertilized sexual eggs hatch poorly and we felt gratified to be able to obtain as many sexual young as are indicated in Table I. 34 hatched young from "wild" type mated with wild type were wild type and produced only wild type young (as expected). Stock having the excavated head character, when inbred, produced only 7 fertile young, 3 of which bore the character. Wild type females by excavated head males gave 62 with the excavated head character and 56 without

the character. The reciprocal cross gave 26 to 38. These two classes together gave 88 with the character and 94 wild type, the deviation from the calculated 1 to 1 ratio being only 0.7 times its probable error. It seems evident that the excavated head character is a Mendelian dominant which is heterozygous in the parent parthenogenetic stock.

Table II
Inheritance of Sex Intergrade (SI)

Types of matings	Total yg tested	SI	Normal	Calculated SI	Dev./P.E.
A. "Wild"♀ × "Wild"♂	34	0	34	0	—
B. SI♀ × SI♂	7	3	4	5 1/4 ± 1.2 (3 to 1)	1.9
C. "Wild"♀ × SI♂	118	38	80	59 ± 3.66 (1 to 1)	5.7
D. SI♀ × "Wild"♂	64	29	35	32 ± 2.70 (1 to 1)	1.1
Total C's and D's	182	67	115	91 ± 4.55 (1 to 1)	5.3
C's and D's tested further	55	29	26	27 1/2 ± 2.50 (1 to 1)	0.6

The data for the sex intergrade character (Table II) do not show very close agreement with calculated Mendelian ratios. This character varies greatly in its manifestation. When genetically present it may not show itself at all until large numbers of parthenogenetic young have been obtained. The deficiency in numbers of sexually produced young showing the mutant character is explained on this basis. There is abundant other evidence that this character too is a Mendelian dominant heterozygous in the parent clone.

The short beak character has been involved in only a few matings with wild type and only very small pedigrees have been obtained (Table III). Half the young bore the short-beak character.¹⁾

¹⁾ Incidentally the data in this table demonstrate on genetical grounds that the male *D. longispina* is diploid. These crosses were made with males from the mutant stock mated with wild type females. Segregation in the male is indicated in every one of these exceedingly small pedigrees.

Hence it appears that, as was to be anticipated, all of the three morphological characters tested in sexual reproduction (*D. longispina*) are Mendelian dominants which were heterozygous in the parent stocks.

Table III

Pedigrees Indicating Inheritance of Short Beak and Segregation in *Daphnia longispina* Males

	Exca- vated Head	Wild Type		Short Beak	Wild Type
Mating # 1 . . .	3	2	Mating # 1 . . .	2	3
„ # 2 . . .	4	3		—	—
„ # 3 . . .	1	1		—	—
„ # 4 . . .	1	1	„ # 4 . . .	1	1
Totals	9	7	Totals	3	4

Table IV

Hatchings of Sexual Eggs (*D. longispina*) and Viability and Fertility of Sexually Produced Young

Types of matings	No. ephippia	Hatched	Lived to maturity	Fertile	Excellent fertility
		No. %	No. % of hatched	No. % of hatched	No. % of hatched
A. "Wild" ♀ × "Wild" ♂	226	43 19	40 93	34 79	15 35
B. mutant ♀ × mutant ♂	116	21 18	15 71	7 33	2 10
C. "Wild" ♀ × mutant ♂	373	146 39	121 83	118 81	63 43
D. mutant ♀ × "Wild" ♂	192	78 41	68 87	64 82	36 46

Further evidence of mutations which had occurred in parthenogenesis was obtained from these studies on inheritance in sexual reproduction. In parthenogenetic reproduction all the members of a clone are remarkably alike in physiological characteristics. They show considerable uniformity in (1) age at which their first young are produced, (2) number of young in their first clutches and (3) intervals between successive clutches. Such is not the case with the different individuals

sexually produced by inbreeding or cross-breeding the different clones. Here one finds great variation in these and other physiological characters. Clones when crossbred produce eggs which hatch better than those obtained from the same strains inbred. Further, offspring from crosses show (1) greater viability, (2) sterility in a smaller percentage of cases, (3) partial fertility in a smaller percentage, and (4) normal fertility in a larger percentage of cases, — than sexual offspring obtained from clones inbred. Table IV gives data on percentage of hatches viability of young, partial fertility and normal fertility.

Obviously the better results obtained from crosses are due to heterosis. It is of further interest to note that better results were obtained from inbreeding the wild type stock, which had been cultured parthenogenetically for about 50 generations, than the mutant stock which had been cultured parthenogenetically for 363 generations. This affords evidence that during parthenogenesis recessive mutations of physiological import had occurred and occurred in greater numbers in the stock having a longer parthenogenetic history. Naturally these mutations show their effects only in sexual offspring obtained from these clones.

A Thermal Race of Cladocera Originating by Mutation

A. M. Banta and Thelma R. Wood

Department of Genetics, Carnegie Institution of Washington,
Cold Spring Harbor, L. I., N. Y.

A strain of *Daphnia longispina*, whose general physiological characteristics are well known from a laboratory history of 14 years and 363 parthenogenetic generations, has been carried through sexual reproduction (intraclonal). In parthenogenesis Cladocera eggs develop without chromatic reduction and, except as mutation occurs, all the descendants of an individual are genetically identical. On the other hand sexual reproduction in Cladocera, as elsewhere, involves segregation and recombination of genetic factors.

Considerable diversity in physiological characteristics appears in the clones derived from these sexually produced young. One of these clones is the thermal clone to be briefly discussed here.

The individual from which this clone was derived hatched during a period of warm weather in May 1926. There followed a period of cool weather and several successive broods of young from this female died. Then a few of the young survived and shortly after that all the young survived. These survivals were during a period of increasingly warm weather. We then suspected a relation between temperature and survival of these young. This stock was then placed in a warm closet at 27° C. The stock thrived there, — mortality of the young was exceptionally low, the clutches of young were large, and the general vigor was excellent. This clone is a vigorous one as long as maintained at a temperature between 25° and 30° C., but will not survive at the temperature at which the other stock of this species (including the parent stock from which this clone was derived by sexual reproduction) does best, — about 20° C. Conversely the parent stock will not survive more than a few days at 27° C., — approximately the optimum temperature for the thermal clone.

Preliminary studies of these two clones, — the parent clone and the daughter thermal clone — have shown the following differences between them. (1) The young of the parent normal clone survive best

at 17° to 21° C, but some will survive from about 12° to 26° C. Of the thermal clone the young survive best at 25° to 28°, will not survive below about 21° C., the range being approximately 21° to 32° C. (2) The ranges of temperature in which the adults will produce young are slightly greater than those for survival of the young, being for the parent clone approximately 11° to 26°; for the daughter clone, 20° to 32°. (3) The optimum temperature for continuous culture of the normal clone is about 20°, for the thermal clone about 27°. (4) On raising the temperature rapidly (from 20° to 40° in two minutes) adult individuals of the parent strain are killed at about 38°; the thermal strain at about 43°. (5) Cooled to 1° C. animals of the parent strain became completely inactivated (stopping of heart contractions) much less quickly than the thermal strain. The daughter strain is a real thermal clone.

Apparently a recessive mutation had occurred in the parent clone. This mutant factor, whatever the time of its original occurrence, showed its effect only when, through genetic recombination, it appeared in an individual homozygous for it.

Such a new type arising through genetic recombination from known ancestry is suggestive of the possible origin of thermal races in nature. Instead of thermal races being the result of a long period of acclimatization, as we have been accustomed to assume, they may be the result of mutations and genetic recombinations (though perhaps rare ones) and arise, as this one did, quite suddenly.

Or possibly the result may usually be less quickly attained. A mutation (perhaps effective only after genetic recombination) may occur which adapts the animals to a somewhat higher temperature. Survival at this temperature (in the doubtless rare instances in which the affected animals chance to fall within the higher temperature environment) might later be followed by further mutations enabling the descendants to live at still higher temperatures and thus an adaptation to very high temperatures finally be attained. In our studies in selection in parthenogenetic reproduction in Cladocera, — (1) for reactiveness to light, (2) of sex-intergradedness (in two species), and (3) of the excavated head character — a mutation has been followed by further mutations affecting the original one and these effects have (through selection) become cumulative. Such a development in nature, through mutations, natural selection, and the chance falling within a favorable sphere of environment may theoretically account for the origin of thermal races in nature.

Die Möglichkeit eines gesetzlichen Schutzes von Neuzüchtungen

E. Baur

Institut für Vererbungsforschung, Berlin-Dahlem

Während sonst zum Schutze des geistigen Eigentums in Literatur, Kunst, Technik usw. gesetzliche Bestimmungen bei allen Kulturvölkern bestehen, gibt es heute noch nirgends die Möglichkeit, sich ein Eigentumsrecht an Neuzüchtungen zu sichern. Die Schwierigkeit liegt in der Hauptsache darin, daß es heute nur möglich wäre, ein bestimmtes Zuchtverfahren patentamtlich zu schützen, aber das genügt nicht, weil das Ergebnis eines solchen Verfahrens, d. h. eine neue Sorte, vermehrungsfähig ist. Wenn also ein Züchter unter Aufwand großer Kosten etwa durch Kreuzungszüchtung eine neue Sorte von Kartoffeln hergestellt hat, kann jeder Dritte, der sich ein kleines Quantum davon gekauft hat, dieses Quantum vermehren und weiterhin als Saatgut verkaufen; er kann auch dieses Saatgut in sehr vielen Kulturländern durch die staatlichen und anderen Organisationen offiziell als Saatgut anerkennen lassen.

Man hat vielfach versucht, auf dem Wege von Privatabmachungen diese Ausnutzung der züchterischen Arbeit eines anderen zu verhindern, indem man z. B. von einer neuen Obstsorte Pflanzen nur verkauft gegen einen Revers, indem der Käufer sich verpflichtet, das gekaufte Exemplar nur für seinen eigenen Gebrauch zu verwenden, aber nicht zur vegetativen Vermehrung durch Stecklinge, Pfropfreiser usw. zu benutzen. Dieser Weg genügt aber vor allen Dingen in der Getreide- und Kartoffelzüchtung nicht.

In den Ländern, in denen die Pflanzenzüchtung im wesentlichen von staatlichen Instituten betrieben wird, ist dieses Problem nicht so sehr wichtig, weil die staatlichen Institute ja ohne weiteres im Interesse der

Allgemeinheit zu arbeiten haben. Ganz anders aber liegen die Dinge in den Ländern — und das ist die Mehrzahl — in denen die Pflanzenzüchtung Sache der Privatwirtschaft ist. Wenn hier nicht in ganz kurzer Zeit ein Schutz des geistigen Eigentums auch für Züchtungsprodukte eingeführt wird, muß die Arbeit aller dieser Privatbetriebe zum Erliegen kommen.

Soviel ich es übersehe, ist außer in den meisten europäischen Staaten dieses Problem heute auch außerhalb Europas sehr akut geworden, und es scheint deshalb eine internationale Regelung notwendig. Ich möchte vorschlagen, daß wir hier heute nicht in eine Einzelbehandlung der Materie eingehen, dazu ist die Frage viel zu schwierig, sondern daß wir eine internationale Kommission wählen, die weiterhin diese Frage in die Hand nimmt, und ich bitte Sie, Vorschläge für die Zusammensetzung dieser Kommission zu machen.

Der Vortrag, der somit einen ganz bestimmten Vorschlag enthält, wurde darauf ins Französische übersetzt.

Diskussion

In der Diskussion schlug Professor Fruwirth, Amstetten, vor, mit den Arbeiten zum Entwurf eines solchen Schutzgesetzes die Internationale Gesellschaft für Pflanzenzüchtung (*Association internationale des sélectionneurs des plantes de grande culture*) zu betrauen, deren Geschäftsführer Dr. Lathouwers (Belgien) anwesend ist.

Professor E. von Tschermak-Seysenegg, Wien, berichtet über Erfahrungen, die er mit seinen eigenen Kreuzungszüchtungen gemacht hat. Er schlägt vor, mit Selbsthilfe zu arbeiten, indem man Gebrauchskreuzungen — F_1 , die nicht konstant vermehrungsfähig sind — herausgibt.

Mit dem Hinweis, daß es sich bei diesem Vorschlag um eine Einzellösung handle, bittet Professor Baur nochmals, jetzt nicht in die Diskussion einzutreten, sondern sofort eine Kommission einzusetzen, die sich späterhin mit der genannten *Association internationale* in Verbindung setzen solle. Er erklärt sich bereit, selbst dieser Kommission anzugehören und bittet um weitere Vorschläge. Aus der Versammlung werden nunmehr für die einzelnen Länder folgende Vertreter vorgeschlagen:

Deutschland:	E. Baur, Berlin-Dahlem, Vorsitzender
Belgien:	V. Lathouwers, Gembloux
Dänemark:	K. Dorph-Petersen, Kopenhagen
Frankreich:	V. Ducomet, Grignon (Seine et Oise)
Holland:	J. P. Dudock van Heel, Naarden
Italien:	N. Strampelli, Rieti
Jugoslavien:	A. Tavčar, Zagreb
Österreich:	C. Fruwirth, Waldhof-Amstetten
Rumänien:	A. Munteanu, Bukarest
Rußland:	V. Pissarev, Leningrad
	A. Sapěhin, Odessa
Schweden:	H. Witte, Stocksund
Tschechoslowakei:	K. Kočnar, Brünn
Ungarn:	E. Grabner, Budapest
Ver. Staaten v. Amerika:	F. G. Krauss, Honolulu, Hawaiian Islands

Die Liste dieser Namen wird Professor Baur als Material übergeben, der die weitere Organisation der Kommission in die Hand zu nehmen zusagt.

Über die Naturtreue des fixierten Präparats

Karl Bělář

Kaiser Wilhelm-Institut für Biologie, Berlin-Dahlem

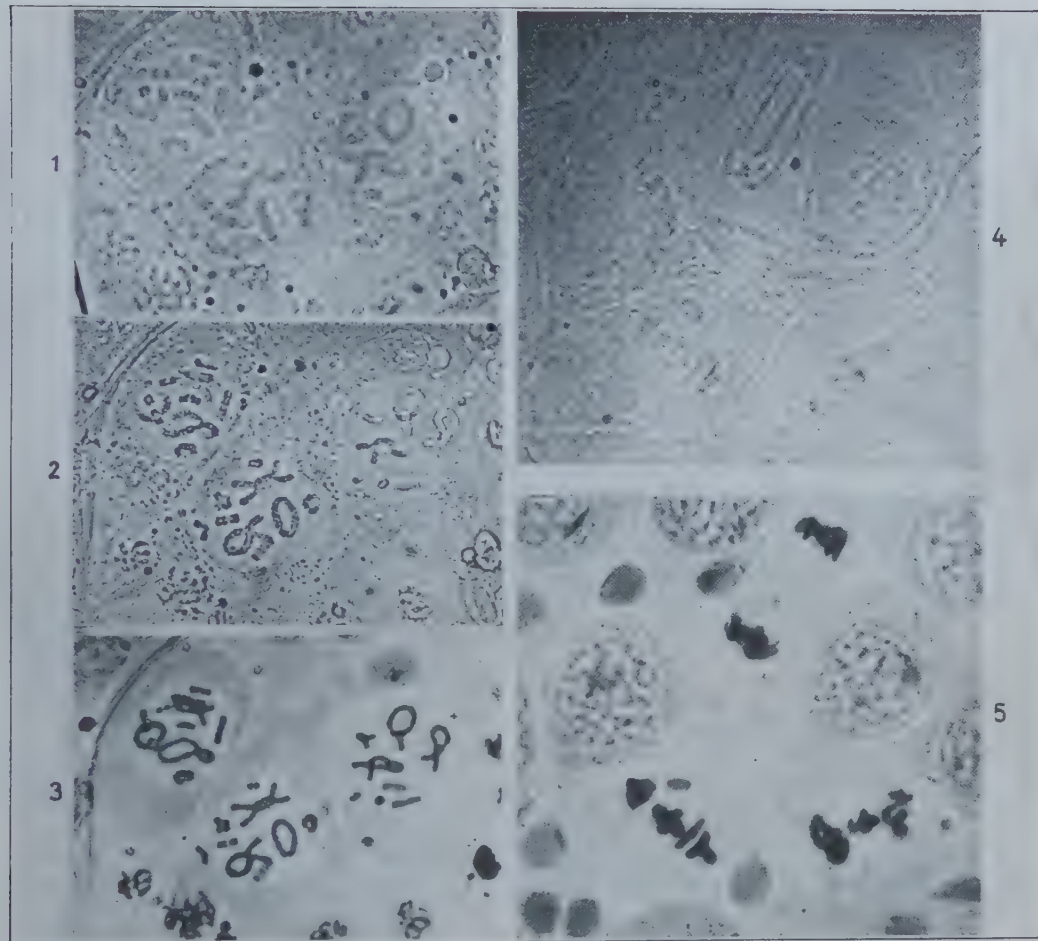
(Mit 13 Textfiguren)

Die Chromosomen des fixierten Präparats wird heute wohl niemand — und sei er noch so skeptisch — für richtige Artefakte halten; oft genug hat man schon den Kernteilungsvorgang an der lebenden Zelle beobachtet¹⁾ und dabei festgestellt, daß das Bild, welches wir uns von dem Verlauf dieses Vorgangs aus dem fixierten Präparat konstruieren, im großen und ganzen der Wirklichkeit völlig entspricht.

Anderseits darf man aber von vornherein davon überzeugt sein, daß die Fixierung der Zelle und die verschiedenen weiteren Manipulationen, die wir an ihr vornehmen, wenn wir sie zum „klassischen“ Schnittpräparat verarbeiten, die Chromosomen artifiziell verändern. Eine genaue Feststellung des Grades dieser Veränderung darf wohl nicht nur das Interesse des Zytologen, sondern auch das des zytologisch orientierten Genetikers beanspruchen.

Es galt natürlich diese Feststellung womöglich direkt zu machen, das heißt: die Chromosomen zuerst *intra vitam* zu studieren, dann die beobachtete Zelle zu fixieren und zu einem Dauerpräparat zu verarbeiten und die Chromosomen in den verschiedenen Etappen dieser Prozedur zu beobachten. Als hierfür geeignete Objekte stellten sich die Spermatocyten der Heuschrecke *Stenobothrus (Chorthippus) lineatus* heraus. Wenn man einige Hodenschläuche auf ein Deckglas bringt und sie zerzupft (entweder im Gewebssaft oder in Ringerlösung), so werden nicht nur die „Cysten“ isoliert, sondern größtenteils auch die einzelnen Spermatocyten. Breitet man diesen Zellbrei flach aus und montiert das Deckglas schnell auf einen hohlgeschliffenen Objektträger

¹⁾ Und das — nebenbei bemerkt — nicht etwa nur in neuerer Zeit, sondern schon vor 50 Jahren (Bütschli 1875, Flemming 1878, Strasburger 1880 u. a. m.), also zu Beginn der klassischen Ära der Zytologie.



Stenobothrus lineatus

- Fig. 1. Drei Spermatocyten kurz vor dem Diakinesestadium. Lebend.
- Fig. 2. Dieselbe Stelle nach Vorfixierung mit OsO_4 -Dampf und Nachbehandlung mit Flemmings Gemisch.
- Fig. 3. Nach Färbung (Giemsa-Romanovsky) und Einschluß in Kanadabalsam.
- Fig. 4. Eine andere Stelle eines Ausstrichpräparats; zwei Spermatocyten in Metaphase, eine in Anaphase der ersten Reifungsteilung, die übrigen Zellen im mittleren Pachytänstadium. Lebend.
- Fig. 5. Die auf 4 abgebildete Stelle nach Fixierung und Färbung in Wasser photographiert.

so bleiben die Zellen 3—8 Stunden am Leben und können ganz eingehend untersucht werden; die Figuren 6—8 zeigen, daß die Zellen, deren Chromosomen so deutlich sichtbar sind, auch tatsächlich noch leben.

Das Verfolgen der Wirkungsweise verschiedener Fixierungs- und weiterer Präparationsmethoden fällt nicht schwer. Eine geeignete Stelle des Ausstriches, die *intra vitam* beobachtet, gezeichnet und photographiert wurde, wird mit einem Tuschepunkt markiert; dann wird das Deckglas vom hohlgeschliffenen Objektträger abgehoben und der Ausstrich rasch fixiert¹⁾. Da das Medium, in dem die Zellen liegen, gerinnt, so bleibt der Situs der Zellen meist unverändert; die markierte Stelle kann also leicht wieder gefunden werden. Die Figurenserien 1—3 und 4—5 zeigen das Ergebnis. Auf Fig. 1 sieht man drei Spermatocyten auf dem Stadium der späten Prophase der ersten Reifungsteilung; und Fig. 3 zeigt, daß die Fixierung und Nachbehandlung die Form der Tetraden und ihre gegenseitige Lage fast gar nicht verändert, sondern nur eine — allerdings beträchtliche — Volumverminderung der Chromosomen herbeigeführt hat; Fig. 2 zeigt, daß diese Schrumpfung fast ausschließlich auf das Konto der Fixierung zu setzen ist. Auf den Fig. 4 und 5 ist wieder ein und dieselbe Stelle eines Ausstrichs zuerst lebend, dann nach Fixierung und Färbung (in Wasser photographiert) dargestellt. In der Mitte liegt eine Spermatocyte im Stadium der Metaphase der ersten Reifungsteilung; die Autosomentetraden liegen in der Äquatorialplatte, das X-Chromosom außerhalb dieser außen an der Spindel²⁾. Die Photographie des gefärbten Präparats zeigt, daß hier die Fixierung noch besser ausgefallen ist, als in dem vorhin geschilderten Fall; denn die Chromosomen sind nur ganz wenig geschrumpft. Auch hier kann man die fast völlige Übereinstimmung in Form und Lagebeziehung³⁾,

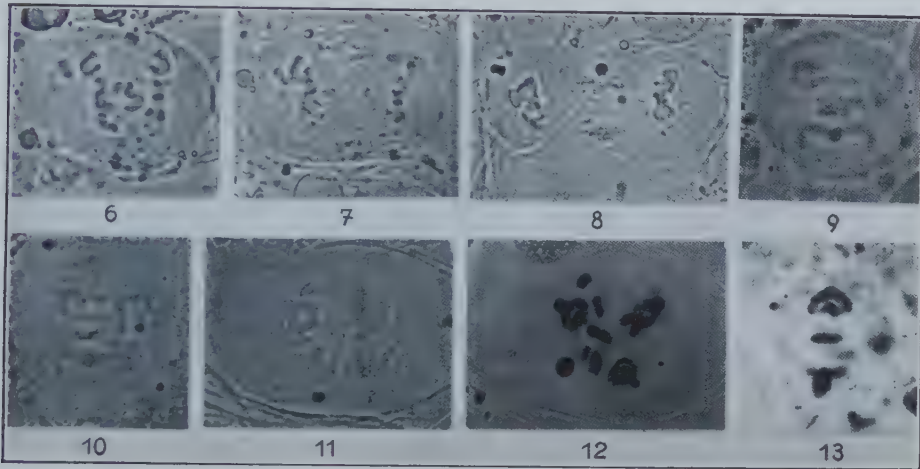
¹⁾ Die auf Fig. 3, 5, 11 abgebildeten Präparate sind zuerst mit Osmiumtetroxyddämpfen ca. 2 Minuten lang vorfixiert worden, wurden dann mit Flemmings starkem Gemisch 5—12 Stunden fixiert, ausgewaschen und nach 10 Minuten langer Beizung in 10proz. wässriger Ammoniummolybdatlösung mit Giemsa-Romanowsky-Lösung gefärbt. Die Färbung ist fast reine Chromatinfärbung; von der Spindel ist daher fast nichts zu sehen.

²⁾ Die „Fasern“, welche die Tochterplatten der ganz oben liegenden Kernteilungsfigur verbinden, sind nicht etwa Spindelfasern, sondern Mitochondrien, welche die Spindel einhüllen.

³⁾ Nur das X-Chromosom der vorhin erwähnten Kernteilungsfigur hat seine Lage etwas verändert; das liegt aber höchstwahrscheinlich nicht an der Fixierung, sondern daran, daß das x-Chromosom (im Gegensatz zu den Autosomen)

der Chromosomen zwischen den lebenden und fixierten Zellen konstatieren.

Man kann aber noch mehr feststellen als diese Übereinstimmung: man kann an den lebenden Chromosomen Einzelheiten sehen, die man bisher zumeist nur nach Fixierung und Färbung beobachtet hat und



Stenobothrus lineatus

Fig. 6—8. Drei Stadien der ersten Reifungsteilung ein und derselben Spermatocyte. Man beachte auf 6 und 7 das nachhinkende Chromosomenpaar! 7 ist ca. 5 Minuten, 8 ca. 15 Minuten später als 6 aufgenommen.

Fig. 9. Metaphase der ersten Reifungsteilung; lebend. An der großen Tetrade rechts sieht man die helle Achse.

Fig. 10. Dieselbe Zelle bei anderer Einstellung; Achse der unten liegenden großen Tetrade deutlich sichtbar.

Fig. 11, 12. Tetraden einer sehr stark gepreßten Spermatocyte (Übergang zwischen Diakinese und Metaphase der ersten Reifungsteilung), 11 lebend, 12 fixiert; an den drei großen (Ring-) Tetraden sind die Insertionsstellen als helle Lücken sichtbar.

Fig. 13. Metaphase der ersten Reifungsteilung; 6 μ . Paraffinschnitt (Flemming-Meves, Kaliumbichromat, Eisenhämatoxylin). Chromosomenachsen und Insertionsstellen schwarz.

Fig. 1—12 680fach, 13 1000fach vergrößert. Mikrophotographien, aufgenommen mit der großen Horizontalkamera von Zeiss.

außen an der Spindel herumgleiten kann (wahrscheinlich wird es von den Strömungen des Cytoplasmas passiv bewegt); es hat also in diesem Fall wohl in der Zeit, die zwischen Herstellung der Photographie (Fig. 4) und Fixierung verstrichen ist, seine Lage noch „zu Lebzeiten“ der Zelle verändert.

deren vitale Präformation man daher zumeist in Frage stellen durfte. Auf Fig. 1 sind die Chromomeren der großen Ringtetraden sichtbar, auf Fig. 9 und 10 sieht man eine helle Achse im Chromosom (die auch an optischen Querschnitten in Erscheinung tritt, also nicht optisch vorgetäuscht sein kann¹⁾, die an geeigneten Präparaten schwarz erscheint, (Fig. 13) und auf Fig. 11, 12 erscheint die Kontur jeder großen Tetrade an zwei Stellen unterbrochen; es sieht aus, als wären Stückchen aus dem Chromosom „herausgebissen“ worden. Manche Präparate (Fig. 13) zeigen an Stelle dieser Lücken die seit langem als Insertionspunkte der „Zugfasern“ bekannten Knötchen²⁾, die genau in die Lücken passen.

Es hat ganz den Anschein, als wären diese Lücken von einer Substanz ausgefüllt, die anderer Natur ist als die Hauptmasse des Chromosoms und daher bei reiner Chromatinfärbung (s. Fig. 12) farblos bleibt; über die Natur dieser Substanz kann ich vorläufig nicht mehr aussagen. Jedenfalls zeigen diese Beobachtungen, daß diese Insertionspunkte — was immer sie nun in Wirklichkeit sein mögen — auch am lebenden Chromosom vorhanden sind³⁾.

Es mag zunächst fraglich erscheinen, ob und inwieweit man die Ergebnisse dieser Beobachtungen verallgemeinern darf, also eine entsprechende Übereinstimmung zwischen lebender Zelle und fixiertem Präparat auch da annehmen darf, wo der direkte Vergleich beider nicht möglich ist; handelt es sich doch im vorliegenden Falle um Zellen, die mit einem Mittel (Osmiumtetroxyddampf) fixiert worden sind, welches man auf Material, das geschnitten werden soll, fast nie anwenden kann. Jedoch zeigt ein Vergleich meiner Photographien mit verschiedenen Abbildungen von *Stenobothrus*-Chromosomen (etwa die von Robertson, Wenrich und Janssens), die nach gewöhnlichen Ausstrich- oder Schnittpräparaten gemacht worden sind, ohne weiteres, daß der Erhaltungszustand der Chromosomen (dieses Objekts) auch in einem gewöhnlichen „gut“ fixierten Schnittpräparat ebenfalls fast naturgetreu ist. Allerdings gilt dies nach meinen Erfahrungen nur für die zwischen spätem Pachytänstadium und Interkinese gelegene Stadien,

¹⁾ Diese Achse ist bereits von Chambers beobachtet worden.

²⁾ Sie sind offenbar auch identisch mit den in Strepsitän- und Diakinese-stadien an gleicher Stelle liegenden „chromomere vesicles“, die Robertson an den (fixierten) Chromosomen einer anderen *Stenobothrus*-Art beobachtet hat.

³⁾ Vgl. auch meine Angaben über die Zugwirkung, der die Chromosomen während der Anaphase unter Umständen ausgesetzt sind (Bělař 1927).

auf denen die Chromosomen relativ kondensiert und fest sind; die Leptotan- und Interkinesestadien sind im gewöhnlich fixierten Material meist mehr oder weniger artifiziell verändert.

Immerhin ist auch mit dieser Feststellung etwas gewonnen; es ist damit für einen Fall gezeigt worden, daß die lediglich auf der Untersuchung fixierten Materials beruhende, mehr oder weniger instinktive Beurteilung der „Güter“ der Fixierung das richtige getroffen hat. Und das gibt uns das Recht, auch in Fällen, wo eine Kontrolle durch Lebendbeobachtung nicht möglich ist, einer analogen „Schätzung“ Vertrauen zu schenken: allerdings — das sei nochmals mit Nachdruck betont — nur insoweit, als es sich um die Chromosomen der späten Prophasestadien, der Meta- und Anaphase handelt.

Literatur

- Bělař, K. 1927. Beiträge zur Kenntnis des Mechanismus der indirekten Kernteilung. (10) Die Naturwissenschaften, **15**, p. 725—734.
- Chambers, R. and H. C. Sands. 1923. A dissection of the chromosomes in the pollen mother cells of *Tradescantia virginica* L. (1 T.) Journ. of gen. Physiol., **5**, p. 815—819.
- Janssens, F. A. 1924. La chiasmatypie dans les insectes. (19, 20 T.) Cellule, **34**, p. 135—359.
- Lewis, M. R. and W. R. B. Robertson. 1916. The mitochondria and other structures observed by the tissue culture method in the male germ cells of *Chorthippus curtipennis* Scudd. (5 T.) Biol. Bull., **30**, p. 99—124.
- Robertson, W. R. B. 1916. Chromosome studies I. (26 T.) Journ. Morph., **27**, p. 179—332.
- Wenrich, D. H. 1917. Synapsis and chromosome organization in *Chorthippus* (*Stenobothrus*) *curtipennis* and *Trimerotropis suffusa*. (3 T.) Journ. Morph., **29**, p. 471—518.

Die Vererbung der Haarform beim Menschen

J. F. van Bemmelen

Zoologisches Laboratorium der Universität Groningen

(Mit 12 Textfiguren)

Der eigentliche Zweck dieser kleinen Mitteilung ist, an einem einfachen Beispiel zu zeigen, was sich auf dem Gebiete der Vererbungserscheinungen durch Vergleichung von Photographien erreichen läßt.



Fig. 1.

In dieser Beziehung ist zu bedenken, daß heutzutage, soweit die Kultur reicht, fast alle Menschen photographiert werden (ein bedeutender Prozentsatz mehr als einmal in ihrem Leben), daß jedoch von dieser Unmasse von Abbildungen im großen Ganzen, besonders aber in wissenschaftlicher Hinsicht, nichts Dauerndes übrigbleibt. Welches

Kapital, speziell an geistigen Werten, dadurch verloren geht, ist nicht in Millionen auszudrücken!

Noch sei im Voraus bemerkt, daß, wenn ich mich in diesem Vortrag des Ausdruckes Kraushaar bediene, ich damit alle Formen des gebogenen Haares meine. Es ist mir natürlich sehr wohl bekannt, daß in der Ethnographie das Wort Kraushaar nur für die allerstärkst gewundenen Haarformen angewandt wird und die verschiedenen Abstufungen, die von dieser Form bis zum Schlichthaar hinüberführen, als lockig, wellig, springend und steil bezeichnet werden. Der gewöhnliche Grad von



Fig. 2.

Gewundenheit, um den es sich hier hauptsächlich handelt, wird in der holländischen Sprache nicht als „Kroeshaar“, sondern als „Krulhaar“ bezeichnet, ein Wort, wofür, soweit mir bekannt, im Hochdeutschen kein adäquater Ausdruck besteht. Gewundene Locken nennt man auf holländisch „Krullen“.

Den Gang der Vererbung dieser Haarform habe ich an einigen Generationen meiner eigenen Familie beobachten können. Ich gehöre nämlich zu einem Geschwisterkreise von drei Knaben und drei Mädchen (Fig. 1). Die ersteren zeigten sämtlich Kraushaar und behielten es auch ihr ganzes Leben (Fig. 2), von den Mädchen nur eins. Zwei dieser Knaben verheirateten sich und bekamen Kinder. Von meinen drei Sprossen besitzt der

Sohn noch stärker gekräuseltes Haar als sein Vater, die zwei Mädchen aber schlichtes Haar. Alle drei sind wieder verheiratet und besitzen jeder zwei Kinder, von denen aber bis jetzt keines die gebogene Haarform in irgend welchem Grade aufweist.

Ich sage absichtlich „bis jetzt“, weil ich beobachtet habe, daß die Form des Haares sich im Laufe der Jahre verändern kann, von welcher Erscheinung ich nachher ein besonders treffendes Beispiel vorzeigen werde. Hier sei nur erwähnt, daß bei meinem Sohne das anfangs steife Haar erst am Ende des zweiten Lebensjahres zu kräuseln anfang.

Von meiner Kindheit an habe ich von Eltern und Verwandten vernommen, daß ich mein Kraushaar meiner Mutter verdanke, und daß diese ebenso die Veranlagung dazu wieder von ihrer Mutter ererbt hat.



Fig. 3.

Diese Familientradition ist unzweifelhaft richtig, wie ich im Laufe meines Vortrages noch weiter zu beweisen hoffe. Für jetzt möchte ich nur Zeichnungen nach einem Gemälde aus dem Anfang des vorigen Jahrhunderts vorzeigen (Fig. 3), worauf diese Großmutter (*a*) als dreijähriges Kind mit ausgesprochenem Kraushaar ebensogut wie ihr etwas älteres Brüderchen (*b*) dargestellt ist, während das jüngere Schwesterchen (*c*) leider ihre Haare unter einem Mützchen verbirgt. Doch meldet die Tradition, daß auch diese letztere, die mit 31 Jahren im Kindsbett zusammen mit ihrem erstgeborenen Kinde einer Infektion erlag, Kraushaar besaß.

Gleichfalls nur auf Überlieferung beruht die Aussage, daß es der Vater meiner mütterlichen Großmutter war, der ihr das Kraushaar schenkte, und daß dieser Mann wiederum zu einem Geschwisterkreis von drei Knaben und drei Mädchen gehörte, die abermals sämtlich diese Haarform zeigten. Für die Zuverlässigkeit auch dieser Überlieferung lassen sich vier schwerwiegende Gründe anführen. Erstens ist es mir

gelingen, von einem dieser Brüder (einem hochbejahrten unverheirateten Herrn) eine Photographie aufzutreiben (Fig. 4), worauf er zwar eine Kappe trägt, aber dennoch eine reiche Lockenpracht von unzweifelhaft gekräuselttem Haar zeigt. Zweitens besteht eine Zeichnung einer unver-



Fig. 4.

heirateten Schwester als junges Mädchen, wo wenigstens an der Stirn einige korkzieherartig gewundene Locken aus der Frisur hervorspringen. Aber am meisten beweisend scheinen mir der dritte und vierte Grund, darin bestehend, daß aus den zwei anderen Schwestern, die sich beide verheirateten, eine Anzahl Nachkommen hervorgegangen sind, worunter ein bedeutender Prozentsatz von Kraushaarigen. Unter diesen scheint

mir besonders ein Fall von Wichtigkeit, worin ein Enkelkind der einen dieser Schwestern sich verheiratete mit seiner Großnichte, einem Kinde von dem Bruder meiner mütterlichen Großmutter, der auf dem eben gezeigten Gemälde vorkommt, und von dem noch eine zweite Abbildung als junger Knabe besteht. Die sechs Kinder aus dieser Heirat (nochmals drei Knaben und drei Mädchen) besaßen (Fig. 5) alle gekräuselttes Haar, sei es auch in verschiedenem Grade, und dasselbe war der Fall bei ihren beiden Eltern. Es liegt also hier aller Grund zur Annahme,



Fig. 5.

daß die Anlagen von Vater und Mutter sich gehäuft haben, vor. Dies veranlaßt wieder zu der Vermutung, daß auch in anderen Fällen, wo sämtliche Kinder eines Elternpaares die Kraushaarigkeit aufweisen, die Veranlagung dazu von beiden Eltern herrührt.

Solche Fälle gibt es in der von mir erforschten Nachkommenschaft meiner Ur-Ur-Großeltern noch einige. Aber bevor ich weiter darüber handle, möchte ich eine Bemerkung bezüglich einer rationellen Nomenklatur vorausschicken. Erstens was die Bezeichnung der Vorelternstufen angeht. In der oben angewendeten Form des Voranstellens einer stetig wachsenden Zahl von Wiederholungen des Praefixes „Ur“ führt

diese in wenigen Generationen zu einer völlig unverständlichen und lächerlichen Bezeichnungsweise. Alle Versuche, zu einer kürzeren Andeutungsmethode mittels Praefixe wie Groß-, Ur-, Alt-, Vor-, und dergleichen mehr, sind bis jetzt, soviel ich weiß, gescheitert. Ich bin nun auf den Gedanken gekommen, die Generationen der Voreltern, also die sogenannten Parentationen, mit der theoretischen Anzahl ihrer Mitglieder anzugeben. Durch das Wort theoretisch will ich hervorheben, daß bei der Anwendung dieser Zahlen der sogenannte Ahnenverlust durch Verwandtenehen nicht in Betracht gezogen werden soll. Bei den ersten drei Parentationen: Eltern, Großeltern und Urgroßeltern, braucht diese Bezeichnungsweise nicht angewendet zu werden, aber schon die Ur-Urgroßeltern wären weit besser als Sechszehneltern zu benennen. Diese Methode hat neben Einfachheit und Redlichkeit auch noch den Vorteil, daß sie uns immer wieder an die ins unermeßliche wachsende Anzahl unserer Ahnen erinnert, und dadurch an die absolute Notwendigkeit eines gewissen Grades von Inzucht, wodurch wir dazu gebracht werden, diesen Vorgang nicht als ein verdammenswertes Übel, sondern als eine durchaus normale und unabwendbare Bedingung der sexuellen Fortpflanzungsweise zu betrachten.

Die zweite Bemerkung, die ich vorausschicken möchte, bezieht sich auf die übersichtliche Darstellung und die systematische Betrachtung der sämtlichen Nachkommen eines bestimmten Elternpaares. In der erbrechtlichen Gesetzgebung und in den dynastischen Erbfolgebestimmungen besteht für diesen Begriff eine sehr geeignete Bezeichnung, nämlich das Wort Parentele. Gibt man sich Rechenschaft von dem, was man darunter zu verstehen hat, so wird sofort klar, daß es zweierlei Arten Parentelen gibt: die offene und die geschlossene. Wenn alle Kinder eines Ehepaares ohne Nachkommen bleiben, so schließt sich die Parentele schon bei der ersten Filiation. Ganz allgemein gesprochen gilt die Behauptung, daß, je höher die Zahl der Filiationen anwächst, um so geringer die Wahrscheinlichkeit wird, daß die Parentele dennoch durch kinderloses Absterben sämtlicher Nachkommen zum Erlöschen kommen könnte. Anders gesagt: vom biologischen Standpunkt aus ist die offene Parentele Regel, die geschlossene Ausnahme. Daß beim großen Publikum gerade die umgekehrte Ansicht besteht, ist eine Folge des sozialen Begriffes der Familie, worin den Familiennamen ein wirklichen, d. h. biologischen Wert zuerkannt wird. Aussterben einer Familie bedeutet ja in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle nichts weiter als das Erlöschen eines Namens, was notwendigerweise jeden

Augenblick vorkommen muß, da es von der ununterbrochenen Knabengeburt in aufeinander folgenden Filiationen abhängig ist.

Wie verhängnisvoll aber dieser Familienbegriff für die wissenschaftliche Erblchkeitslehre von jeher war und wohl noch immer ist, geht am besten aus Ausdrücken wie „die Habsburgerlippe“, die „Bourbonnase“ und dergleichen mehr hervor. Wer einen Augenblick darüber nachdenkt, sieht sofort ein, daß, wenn wirklich solche kennzeichnenden Eigentümlichkeiten einer Familie auf Vererbung beruhen (woran in Redlichkeit nicht zu zweifeln ist), dasselbe Merkmal von genau derselben Herkunft aus dem weit entlegenen gemeinschaftlichen Vorfahren bei unzähligen Nachkommen dieser Person, die nicht den Namen Habsburg oder Bourbon tragen, vorkommen muß und auch unzweifelhaft vorkommt. Es sei hier noch ausdrücklich bemerkt, daß ich bei dieser Behauptung gar nicht so sehr an die illegitimen Nachkommen denke, sondern vielmehr an diejenige aus Ehen in weiblichen Linien, ebenbürtigen sowohl als nicht ebenbürtigen.

Die Wahl des Ausgangspunktes der Parentele ist eine durchaus willkürliche. Bei jeder Ahnenstufe, um die man bei seinen Untersuchungen höher steigt, erweitert sich die Ausdehnung dieses Komplexes von miteinander blutsverwandten Nachkommen des Anfangspaares. Dazu kommt noch ein zweiter Umstand, wodurch die Unterscheidung der Herkunft der in Rede stehenden erblichen Eigenschaft innerhalb der Parentele erschwert oder gar unmöglich gemacht werden kann. Bei jeder Ehe eines Parentelmitgliedes mit einem nicht zur Parentele gehörenden Gatten oder Gattin, kann die Beanlagung der Kinder dieses Ehepaares für die in Betracht genommene Eigenschaft ebensogut von diesem letzteren, als von dem Parentelmitglied herrühren. Gibt man sich Rechenschaft darüber, was eigentlich unter Blutsverwandtschaft verstanden werden soll, so sieht man ein, daß man dabei sowohl den Begriff der Ahnentafel als denjenigen der Parentele in ihrer vollen Bedeutung zur Geltung kommen lassen muß. Tut man das, dann wird sofort klar, daß alle Menschen miteinander blutsverwandt sind, in den verwickeltsten Beziehungen, daß also Ehen blutsverwandter und sogenannter nicht-blutsverwandter Personen nicht wesentlich, sondern nur dem Grade nach voneinander verschieden sind, und man sich um die familiäre Herkunft eines Erblchkeitsträgers nicht zu kümmern hat. Der Rassenbegriff ist nichts als ein erweiterter Familienbegriff.

Kehren wir nach dieser Abschweifung zu der Parentele derjenigen meiner Vorfahren, denen ich mein Kraushaar verdanke, zurück. Wie

gesagt, gab es unter meinen Sechszehneltern ein Ehepaar, dessen sechs Kinder der Überlieferung gemäß alle Kraushaar besaßen. Die Wahrscheinlichkeit ist deshalb groß, daß auch in diesem Falle der Keim dazu von beiden Eltern geliefert wurde. Doch kann ich nur für die Mutter dieser Kinder einen (dazu noch ziemlich schwachen) Beweisgrund für diese Annahme geltend machen. Es besteht nämlich ein gemaltes Bild eines der Großväter dieser Frau (Fig. 6), und zwar ein Knabenbild, auf welchem dieses Kind eine reiche Fülle gekräuselter Locken vorzeigt, die nicht den Eindruck künstlichen Ursprungs hervorrufen. Leider ist von diesem Manne kein weiterer Nachwuchs bis auf die Zeit der Photographie am Leben geblieben, so daß sich nicht mehr beweisen läßt, daß auch bei anderen seiner Nachkommen die erbliche Veranlagung zum Kraushaar in die Erscheinung getreten wäre.



Fig. 6.

Es verdient also vorläufig den Vorzug das erwähnte Paar meiner Sechszehneltern als Ausgangspunkt der Parentele zu wählen. Wie gesagt, vermählten sich drei ihrer sechs Kinder (die alle sechs Kraushaar besessen haben sollen), und bekamen Nachwuchs. In allen diesen drei Ästen der Parentele wiederholte sich das Kraushaar der betreffenden Eltern in allen Filiationen bis auf die heutige Generation, aber nur bei einem gewissen Teil der Kinder. Diese Tatsache ist in Übereinstimmung mit dem Resultat, wozu andere Untersuchungen über die Erbllichkeit des Kraushaares geführt haben, nämlich daß Kraushaar über Schlichthaar dominiert. Doch ist dabei zu bedenken, daß sich die Haarform im Laufe des Lebens ändern kann, und zwar in beiderlei Richtung. Es kann schlichtes Haar sich in Kraushaar verwandeln, oder auch umgekehrt. Von beiden Veränderungen bin ich mehreren deutlichen Fällen bei meinen Familienuntersuchungen begegnet. Am gewöhnlichsten ist

das Verlorengehen der in der frühen Jugend bestehenden Kraushaarigkeit (Fig. 7, *a—d*). Diese Erscheinung ist auch im Alltagsleben sehr wohl bekannt, und wird besonders vom weiblichen Geschlecht den verschiedensten äußeren Ursachen: wie falschem Zuschneiden oder Waschen mit beißenden Flüssigkeiten, besonders aber dem Einfluß infektiöser Krankheiten zugeschrieben; nur eine Beziehung zu erblicher Veranlagung wird meines Wissens niemals dafür verantwortlich gemacht.

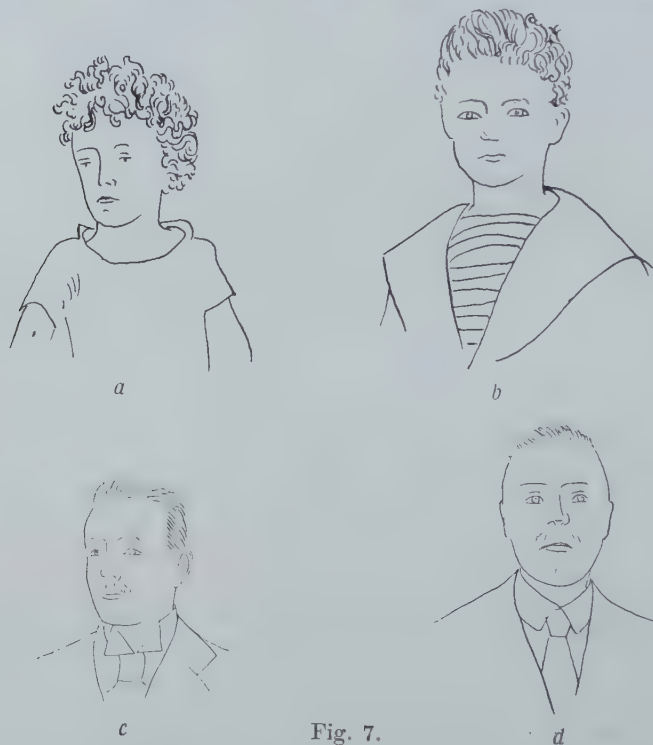


Fig. 7.

Ob die entgegengesetzte Erscheinung: die Ersetzung schlichter Haare durch krause, wirklich seltener vorkommt, scheint mir noch fraglich. Sicher ist nur, daß sie viel weniger beachtet wird. Von dieser Veränderung kann ich zwei einwandfreie Beispiele aus eigener Beobachtung vorführen. Erstens den schon erwähnten Fall meines eigenen Sohnes, bei dem erst am Ende des zweiten Lebensjahres das steile Haar sich in Kraushaar verwandelte.

Viel treffender ist aber der andere Fall, der sich in der Nachkommenschaft eines der sieben Brüder meiner Mutter zutrug. Dieser Mann

bildete mit einem seiner Brüder (Fig. 8) und zweien seiner Schwestern diejenigen der 13 Sprossen meiner mütterlichen Großeltern, die krauses Haar besaßen, die anderen neun hatten alle schlichtes Haar. Er verheiratete sich mit einer Frau mit schlichtem Haar. Von seinen fünf Kindern hatten zwei Söhne (Fig. 9) und zwei Töchter Kraushaar,

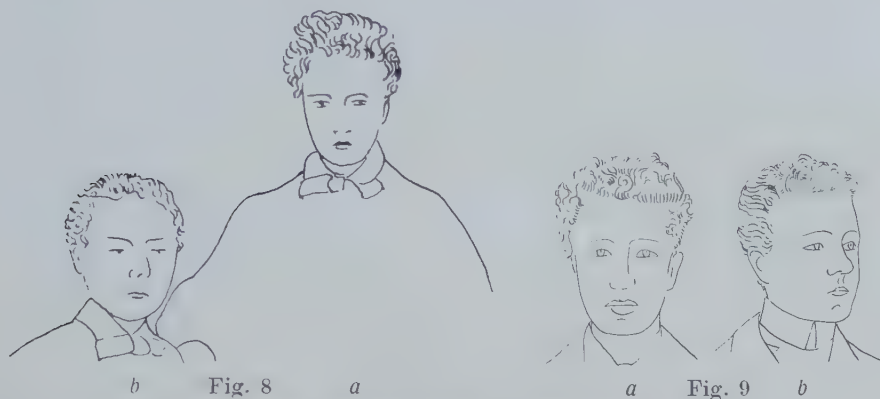


Fig. 10

bei dem dritten Sohn zeigte das Haar nur einen welligen Sprung. Einer der kraushaarigen Söhne (Fig. 9b) verheiratete sich wieder mit einer Frau mit ganz schlichtem Haar, wie es auf dem Bilde ganz deutlich zu sehen ist (Fig. 10). Der älteste Sohn aus dieser Ehe sah seinem Vater sehr ähnlich und hatte von Anfang an Kraushaar;

der zweite war ganz die Mutter mit schlichtem Haar, genau wie seine jüngere Schwester. Das vierte Kind, wieder ein Sohn, bekam wie sein ältester Bruder das Kraushaar sehr früh (Fig. 11b).

Nun ereignete sich das folgende. Ich kannte den ältesten Knaben schon aus eigener Anschauung, den zweiten aber noch nicht. Als ich mich der Wohnung meiner verwitweten Base zwecks eines Besuches näherte, öffnete sich die Tür und ein Knabe trat heraus, den ich nach der Photographie als den zweiten Sohn zu erkennen glaubte, bei dem aber zu meinem Erstaunen gekräuselte Locken unter seiner Mütze hervorragten. Ich rief ihn bei seinem Familiennamen an, und er kam sofort zu mir. Ich gab mich bekannt und fragte: „Wer bist du eigentlich?“ „Ich bin der Enno“ war die Antwort. „Das stimmt nicht“ erwiderte ich. „denn der Enno hat schlichte Haare, du aber hast Kraushaar“. „Ja verzeih“, sagte er zurück, „die habe ich erst seit einer Woche!“



b Fig. 11 a

Solche Tatsachen stimmen zu großer Zurückhaltung bei der Beurteilung der Zahlenverhältnisse zwischen Kraus- und Schlichthaarigen in den einzelnen Geschwistergruppen. Nur wenn es gelänge, diese Verhältnisse in sehr umfangreichen Parentelen zu erforschen, würde man durch die große Gesamtheit der patenten Fälle den irreführenden Einfluß des Verborgenbleibens der erblichen Anlage in einer Anzahl von latenten Fällen zurückzudrängen vermögen.

Auch abgesehen von diesen mehr oder weniger plötzlichen Abänderungen der Haarform, bildet sich dieselbe im Laufe des Lebens allmählich um. Junge Kinder beiderlei Geschlechts sehen sich in der Haarform ähnlicher als nach dem Eintreten der Pubertät. In dieser Periode wächst das Kopfhaar des Weibes im allgemeinen zu größerer Länge als das des Mannes: ein erwachsenes Mädchen mit einem Krauskopf macht einen knabenhaften Eindruck, ein Jüngling mit langen Locken einen mädchen-

haften. Der Mann verliert sein Kopfhaar früher und vollständiger als die Frau: dabei erweist sich das Kraushaar dauerhafter als das Schlichthaar.

Aus dem Obengesagten ergibt sich, daß man bei der vergleichenden Betrachtung der zu ein- und derselben Parentele gehörigen Personen nicht so sehr auf die Folgereihe der Generationen zu achten hat, sondern vielmehr auf das Alter der einzelnen Personen. Ich habe deshalb in einer Serie von Sammelbildern¹⁾ diejenigen Mitglieder der Parentele meines

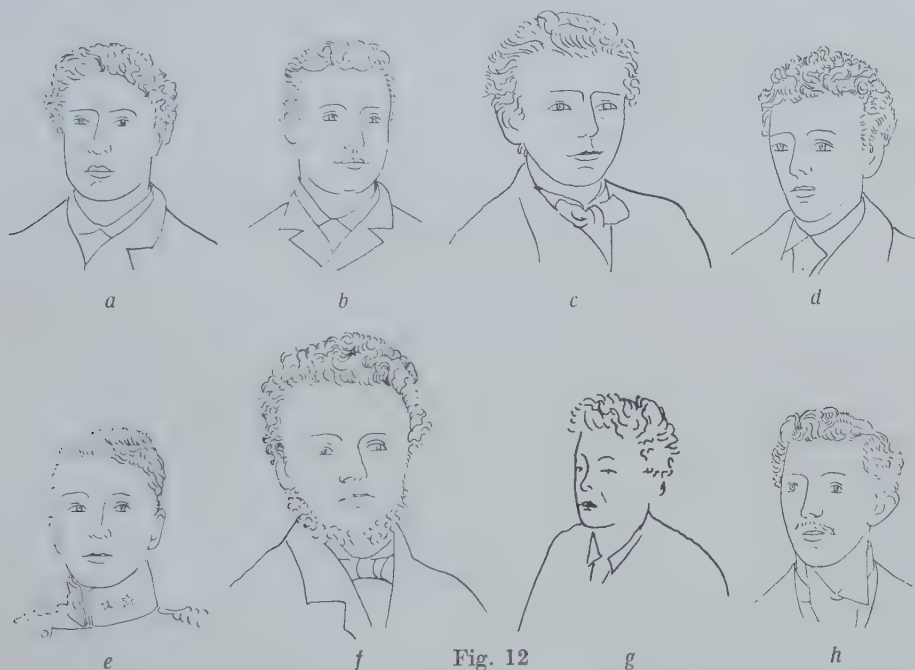


Fig. 12

oben erwähnten 64-Vaters, die Kraushaar aufzeigten, nach den verschiedenen Alterstufen zusammengestellt. Von den Schlichthaarigen habe ich nur hier und da ein einzelnes Beispiel daneben gestellt, zur Vergleichung und speziell, um zu zeigen, daß derselbe Gesichtstypus sich sowohl mit als ohne Kräuselung der Haare wiederholen kann. So sieht

¹⁾ Weil es nicht anging, diese sieben Bilder hier sämtlich wiederzugeben, ist nur eine Gruppe von acht Porträts aus dem vierten (erwachsenen Alter) herausgehoben. Fig. 12a und b sind Brüder, ebenso Fig. 12c und d, Fig. 12e ist der Sohn von 12c. Fig. 12f ist der Vater von 12g, Fig. 12h vertritt einen vierten Ast der Parentele.

man auf dem ersten Bilde alles, was ich von ganz jungen Kindern beiderlei Geschlechtes mit Kraus- oder Lockenhaar in den sieben von mir untersuchten Generationen der Parentele habe nachweisen können. In dem zweiten Bild kehrt die Mehrzahl dieser Kleinen in etwas weiter vorgeschrittenem Alter zurück, und kommen andere dazu, von denen ich nur auf dieser Altersstufe einer Abbildung habhaft werden konnte. Auf den vier folgenden Bildern habe ich nur mehr männliche Personen zusammengebracht, da bei den Mädchen schon früh die wahre Haarform durch die Frisur verborgen wird und außerdem die weiblichen Haarformen sich viel weniger auffallend voneinander unterscheiden als die männlichen (Fig. 12 a—h).

Wie gesagt, gehört der älteste Ahne, von dem ich durch ein Bild wahrscheinlich machen konnte, daß er von Natur gekräuselte Locken besaß, den 256-Eltern, also der achten Parentation (von meinem Sohn ab gerechnet) an. Es ist selbstredend höchst unwahrscheinlich, daß dieser zum Ausgangspunkt der Parentele erwählte Ahne auch wirklich der erste Fall von Kraushaar gewesen sein sollte, den es unter meinen Ahnen gegeben hätte. Im Gegenteil spricht alles dafür, zu vermuten, daß dieser Mann in genau derselben Lage verkehrte als heutzutage ich und meine sämtlichen Parentelmitglieder, die wir alle unsere Haarform von unseren Eltern ererbt haben. Wären die noch heute vorhandenen Gemälde der Eltern dieses Mannes nur nicht durch Perrücke und Haube entstellt, so könnten wir wahrscheinlich auch jetzt noch entscheiden, ob er sein Kraushaar seinem Vater oder seiner Mutter oder beiden verdankte, und ließe sich der Ausgangspunkt der Parentele um eine Generationsstufe erhöhen. Doch besteht meines Erachtens eine andere zu verlässige Methode, um, sei es auf einem Umweg, einer Entscheidung in dieser Frage wenigstens näher zu kommen. Wenn es nämlich gelingt, unter den noch weiter entfernten Ahnen der in Rede stehenden Ausgangsfigur der Parentele irgend ein Ehepaar zu finden, von dem nicht nur diese Person, sondern auch eine ganze Schaar anderer Parentelen ihren Ausgang genommen hat, und es sich dabei herausstellt, daß unter den jetzt lebenden Nachkommen dieser sämtlichen Parentelen der Prozentsatz der Kraushaarigen bedeutend höher ist als unter der Landesbevölkerung im großen und ganzen, dann ergibt sich die Wahrscheinlichkeit, daß wir es in unserem Ausgangspaar wirklich mit denjenigen Vorfahren zu tun haben, denen all diese Geschlechter ihr Kraushaar verdanken.

Der Zufall, der mir bei diesen Untersuchungen so oft günstig gesinnt war, hat mir auch in diesem Falle zu einem Ehepaar aus dem Ende

des sechszehnten Jahrhunderts verholten, zu dessen sehr zahlreichen Nachkommen nicht nur meine im obenstehenden besprochene Kraushaarparentele gehört, sondern von dem auch zahlreiche andere Abstammungsreihen ausgehen, unter denen es eine bemerkenswerte Anzahl mit bedeutender Kraushaarfrequenz bei ihren Mitgliedern gibt. Ich glaube also guten Grund zu haben für die Vermutung, daß ich hier wirklich auf die richtige Fährte der Herkunft des in Rede stehenden Kraushaares gestoßen bin. Doch ist dieser ganze Teil der Untersuchung bei weitem noch nicht spruchreif. Eine von mir angestellte systematische Enquête mit Fragebogen wird darüber entscheiden. Wie umfangreich diese Nachfrage notwendigerweise werden muß, geht schon zur Genüge daraus hervor, daß die Zahl der Familien (in der sozialen Bedeutung des Wortes, also dem Namensunterschiede nach), die ihre Herkunft von dem Ausgangspaar hernehmen, schon jetzt die 150 übersteigt und sozusagen noch jeden Tag anwächst.

Zusammenfassend möchte ich die Ergebnisse meiner Untersuchung in folgenden kurzen Sätzen formulieren:

1. Die Haarform ist erblich.
2. Kraushaar dominiert über Schlichthaar.
3. Die Veranlagung zur Kraushaarigkeit kann sowohl durch die Mutter als durch den Vater angebracht werden.
4. Die Haarform kann sich während des individuellen Lebens verändern, Kraushaar kann in Schlichthaar übergehen oder umgekehrt, auch ohne daß irgendwelche äußere Veranlassung dafür geltend gemacht werden kann.
5. Wo alle Kinder eines Ehepaares Kraushaar aufwiesen, ließ sich wenigstens in einem Falle mit Sicherheit nachweisen, und in mehreren wahrscheinlich machen, daß der Faktor zur Kraushaarigkeit von beiden Eltern herrührte.

Die Theorien des Crossing-over vom statistischen Standpunkt

Felix Bernstein

Institut für mathematische Statistik der Universität Göttingen

1. Das Gesetz der serialen Anordnung der Gene besagt nichts anderes, als daß zwischen zwei Genen

A,, L

einer Koppelungsgruppe stets auf eine, aber auch nur auf eine Weise eine Interpolation von Genen so möglich ist, daß in der entstandenen Genreihe

A B C K L

je zwei aufeinanderfolgende Gene

A B, B C,

so stark gekoppelt sind, daß bei bestimmter Versuchszahl die Cross-over-Klassen jeweils ausfallen bzw. durch hinreichend enge Interpolation zum Ausfall gebracht werden können.

Das Gesetz der serialen Anordnung der Gene ist daher keine zu beweisende Hypothese, sondern eine den Ausfall bestimmter Entweder-Oder-Versuche zusammenfassend ausdrückende statistische Tatsache. Sie beschreibt den Ordnungstypus der Geometrie der Gene innerhalb der Koppelungsgruppe. Dem Additionsgesetz der Cross-over-Zahlen, ja auch nur der Bestimmung von Cross-over-Zahlen überhaupt, d. h. der Maßbestimmung innerhalb der Geometrie der Koppelungsgruppe, geht sie voran. Dies vorausgeschickt, ist das Thema des Vortrages die quantitativen Beziehungen des Cross-over-Vorgangs, und darauf gestützt, seine wahre Natur zu diskutieren.

Sind

$N_1, N_2, N_3, N_4,$

die Zahlen von

AB, Ab aB, ab

aus einer Rückkreuzung, so besteht ein Interesse daran, aus der Natur der Schwankungen von

$$\frac{N_2 + N_3}{N} \quad (N = N_1 + N_2 + N_3 + N_4)$$

um seinen Mittelwert, näheres über die Natur des Cross-over-Vorgangs zu erfahren, eine Richtung, in der Gowen, Just, H. J. Muller und Jessie Muller-Jacobs Überlegungen angestellt haben. Eine Nachprüfung des von Gowen mitgeteilten Materials, das am dritten Chromosom von *Drosophila melan.* gewonnen war, hat die These Gowens bestätigt, daß der Cross-over Wert geringere Präzision besitzt als die monohybriden Aufspaltungswerte die genau dem Urnenschema konstanter Wahrscheinlichkeit entsprechen (wie das Gauger schon an pflanzlichem Material gezeigt hatte). Es gilt freilich auch hier, daß starke Vitabilitätsschwankungen der rezessiven Klassen die Versuche für diese Prüfung untauglich machen, was stets an Störungen der monohybriden Spaltungen erkennbar ist. Wir haben den Dispersionsquotienten von Lexis benutzt, der die Tatsache normaler Dispersion für monohybride, übernormaler Dispersion für Cross-over-Verhältnisse klar erkennen läßt.

Cross-over-Werte sind schwankende Wahrscheinlichkeiten, jedoch hält sich die Schwankung in sehr engen Grenzen, so daß deutlich zwar ein von der monohybriden Spaltung wesensverschiedener und weniger genauer, aber doch noch sehr gut definierter Wahrscheinlichkeitsvorgang erkannt wird.

Des weiteren haben wir geprüft, ob sich ein Unterschied des Disjunktionsvorganges bei den Cross-over-Klassen und den Noncross-over-Klassen ergibt. Wir fanden die Dispersion der Differenz $N_1 - N_4$ und $N_2 - N_3$ bei Gowens Versuchen jedesmal normal, was bemerkenswert ist. Dagegen schien dieselbe Prüfung an dem Material von Just, das sich auf das X-Chromosom bezieht, ein abweichendes Ergebnis zu zeitigen. Jedoch ist das Material kleiner und der in Rede stehende Cross-over-Wert besonders inkonstant, so daß, bis eine Prüfung an größerem Material stattgefunden hat, auf eine Mitteilung des Resultats verzichtet sei.

Eine unternormale Dispersion der Differenz der Cross-over-Klassen, die auf eine Korrelation derselben hindeuten würde, hat sich nicht ergeben.

Just hat gezeigt, daß, wenn man die Schwankungen um den Cross-over-Wert unter Benutzung des mittleren Fehlers n , der mit Be-

nutzung des jeweiligen Cross-over-Wertes berechnet ist, auf die mittlere Schwankung 1 reduziert, daß dann Normalverteilung herrscht — ein Resultat, das dahin gedeutet werden kann, daß, abgesehen von seiner Schwankung, sich der Cross-over-Wert wie eine normale Wahrscheinlichkeit verhält: ein grundsätzlich wichtiges Resultat.

Indem wir uns jetzt der Mechanik des Crossing-over selbst zuwenden, werden wir zeigen, daß die Chiasmatypelehre von Janssen in der bisherigen Form zu seinem Widerspruch führt und durch eine Vorstellung ersetzt werden muß, welche einen neuen Zufallsprozeß einführt.

Es genügt dabei, daß wir uns zunächst auf die Theorie ohne Interferenz beschränken, welche von Haldane und später von Jennings entwickelt wurde.

Das folgende wird am leichtesten verständlich, wenn wir das Resultat vorwegnehmen. Die Mechanik des Crossing-over-Vorgangs ist so vorzustellen, daß in der Synapsis die gepaarten Spalte an gewissen Stellen zerfallen und sich in gepaarte Teilstücke auflösen. Die gepaarten Teilstücke werden dann unabhängig in der Reduktions- und Äquationsteilung auf die Pole verteilt, d. h. jedes gepaarte Teilstück, das von zwei Bruchstellen begrenzt wird, agiert in den Reifungsteilungen genau so, als ob es ein selbständiges Chromosomenpaar mit Noncross-over darstelle. Ob die gesamten vier Spalte der Tetrade an den gleichen Stellen in Teilstücke zerfallen oder ob immer nur die zwei gepaarten in Synapsis befindlichen Spalte der Tetrade jeweils gemeinsam in Teilstücke zerfallen, lasse ich dahingestellt, weil nicht genau feststeht, wie es mit dem Austausch der Blöcke zwischen den vier Spalten einer Tetrade bestellt ist, und erst aus größerem Material über equational nondisjunktion und 3 N Weibchenversuche ermittelt werden könnte. Stellen wir uns deshalb der Einfachheit halber nur zwei konjugierte Spalte vor¹⁾ und bezeichnen die gepaarten linken Teile mit aa' , die rechten konjugierten Teilspalte mit bb' , dann wird infolge des Zufalls durchschnittlich in der Hälfte der Fälle a mit b und ebenso durchschnittlich in der Hälfte der Fälle a mit b' den Weg zum selben Pol einschlagen. Es sei nun W_{AB} die Wahrscheinlichkeit des Zerreißen auf der Strecke AB , d. h. die Wahrscheinlichkeit, daß auf dieser Strecke in dem Chromosomspalt eine oder mehrere Bruchstellen eintreten. Da die beiden mit A bzw. mit B endenden Teilstücke voneinander un-

¹⁾ Dies ist unsomehr berechtigt, als Tetradenbildung nicht immer gesehen wurden, wo Cross-over feststeht.

abhängig agieren, gleichgültig, was das Schicksal der zwischen ihnen liegenden Teilstücke ist, so ist (vorausgesetzt, daß überhaupt zwischen A und B wenigstens eine Bruchstelle sich befindet), die Wahrscheinlichkeit dafür, daß A und B, nachdem ein Bruch stattgefunden hat, zu verschiedenen Polen gelangen, d. h. daß ein Crossing-over zwischen A und B eintritt:

$$x = W_{AB}/2.$$

Bezeichnen wir die Wahrscheinlichkeit des Ganzbleibens der Strecke AB mit n_{AB} , so ist

$$n_{AB} = 1 - W_{AB} = 1 - 2x.$$

Sind jetzt A, B, C drei Stellen desselben Chromosom, und bedeuten y und z die Cross-over-Zahlen von BC und AC und W_{BC} , W_{AC} sowie n_{AB} , n_{AC} die entsprechenden Größen, so können wir die Gleichung

$$n_{AC} = n_{BC} \cdot n_{AB}$$

als Ausdruck der Theorie ohne Interferenz auffassen. In der Tat bedeutet diese Gleichung, daß das Ganzbleiben von BC unabhängig von dem Ganzbleiben von AB ist, und daß AC dann und nur dann ganz bleibt, wenn sowohl AB wie BC ganz bleibt.

In Cross-over-Zahlen schreibt sich diese Gleichung

$$1 - 2z = (1 - 2x) \cdot (1 - 2y).$$

Dieses Gesetz ist nun aber noch auf einem zweiten völlig unabhängigen bekannten Wege herzuleiten.

In der Tat ist die Häufigkeit von Cross-over in AB verbunden mit Nicht-Cross-over in BC, wenn keine Interferenz stattfindet:

$$x(1 - y);$$

und umgekehrt ist die Häufigkeit von Cross-over in BC, verbunden mit Nicht-Cross-over in AB offenbar:

$$y(1 - x).$$

Infolgedessen ist in bekannter Schlußweise, da diese beiden Fälle die Möglichkeit des Cross-over zwischen A und C erschöpfen, die Wahrscheinlichkeit z für Crossing-over zwischen A und C:

$$z = x(1 - y) + y(1 - x)$$

oder:

$$1 - 2x = (1 - 2x) \cdot (1 - 2y),$$

wie Trow zuerst angegeben hat. Hält man diese Regel zusammen mit der abgeleiteten gleichfalls aus der Theorie ohne Interferenz folgenden Gleichung

$n_{AC} = n_{AB} \cdot n_{BC}$ oder $1 - W_{AC} = (1 - W_{AB}) \cdot (1 - W_{BC})$,
so ist es ein rein mathematischer Satz, daß

$$W_{AB} = 2x$$

sein muß, wenn man nur voraussetzt, daß W_{AB} und $2x$ -Funktionen ein und derselben Größe, nämlich der wahren Länge des Stücks AB sind. Der Beweis dieses mathematischen Satzes erfolgt leicht durch Übergang zu den Logarithmen und soll hier nicht weiter ausgeführt werden. Sein Sinn ist der, daß eine Überbestimmung der wahren Länge erfolgen würde, wenn wir die fundamentale Gleichung $W_{AB} = 2x$ nicht annehmen würden. In der Chiasmastypietheorie bedeutet n_{AB} das Ausbleiben eines mit Cross-over verbundenen Bruches, eine Größe, die von Jennings mit B_0 bezeichnet wird. Auf diese Größe läßt sich infolgedessen (und zwar sowohl in der Theorie ohne Interferenz wie auch in der Theorie mit Interferenz) eine Maßbestimmung gründen, was zu einem inneren Widerspruche führt. Die bisherigen Betrachtungen waren unter der Voraussetzung fehlender Interferenz bewiesen. Eine solche Voraussetzung ist für die Mitte der Autosomen unter besonderen Außenbedingungen künstlich annähernd erfüllbar. Die Gleichung

$$W_{AB} = 2x$$

beweist, daß der wirkliche Vorgang durchschnittlich in doppelter Häufigkeit vorhanden ist als der Cross-over-Vorgang, d. h. daß der Cross-over-Vorgang einen gleichwahrscheinlichen Zwillingsvorgang besitzt, der sich der Beobachtung entzieht und der nach unserer Deutung in Bruchstellen ohne Cross-over besteht. Diese Beziehung muß aber auch bei Wegfall der künstlichen Außenbedingungen, d. h. also bei Interferenz dieselbe sein und damit ist das Theorem von dem Vorhandensein des Zwillingsvorgangs auch mit Interferenz bewiesen.

Es liegt nahe, bei dem Zwillingsvorgang an die andere jeweilige Spalthälfte zu denken und etwa anzunehmen, daß Cross-over der einen Spalthälfte Cross-over der anderen Spalthälfte hindert und dadurch jedem Cross-over-Vorgang ein Noncross-over-Vorgang zugeordnet wird. Tatsächlich findet etwas derartiges nach Anderson bei den von L. V. Morgan entdecktem Doppel-X statt. Die Auffassung führt indessen nicht zum Ziel, wie die Betrachtung von Genen lehrt, welche durch die ganze Länge des Chromosoms getrennt sind und infolgedessen nahezu die Austauschzahl $\frac{1}{2}$ zeigen. Dieser Wert kann nicht durch die geschilderte Annahme erklärt werden, da zu den

Noncross-over-Fällen der gehemmten Spalthälfte noch die Noncross-over-Fälle hinzukommen, welche aus einer geraden Zahl von Cross-over zwischen den beobachteten Genen herrühren. Während die erste Zahl den Cross-over-Anzahlen gleich wäre, käme durch die letzte Zahl ein Überschuß an Noncross-over heraus, so daß die Cross-over-Zahlen bestimmt nicht den Wert der Hälfte der Zahlen erreichen können.

Zum Ziel führt die bereits angegebene Vorstellung, daß die in Synapsis begriffenen Chromosomen entweder zu zweien oder als gesamte Tetrade je nach der Art der Synapsis an bestimmten Stellen zerfallen und daß die in Synapsis begriffenen Teilstücke bei der Disjunktion zufallsmäßig auf die Pole verteilt werden, wobei die verschiedenen durch Zerfall entstandenen Tetradenblöcke oder synaptischen Blöcke unabhängig voneinander vor sich geht, so daß an jeder Bruchstelle durchschnittlich in der Hälfte der Fälle Cross-over und in der Hälfte der Fälle Nichtcross-over entsteht.

Ein solches Verhalten erinnert an das Verhalten von Flüssigkeitsfäden unter dem Einfluß der Oberflächenspannung einerseits, der Viskosität und der Dichte anderseits, welches Plateau und Rayleigh untersucht haben. Plateau fand bereits die statische Stabilitätsgrenze, oberhalb deren der Flüssigkeitsfaden bei ungeänderter Dicke nicht bestehen kann, während Lord Rayleigh feststellte, daß für den Zerreißvorgang die dynamische Stabilitätsgrenze maßgebend ist, welche größer als die statische Stabilitätsgrenze ist. Der wirkliche Vorgang ist also der, daß der Faden an der dynamischen Stabilitätsgrenze zerreißt und unter Änderung der Dicke in eine statisch stabile Konfiguration übergeht.

Die dynamische Stabilitätsgrenze ist die Länge l des Teilstücks, dessen Entstehen die größte Wahrscheinlichkeit aufweist. Sie ist abhängig von dem Verhältnis von Viskosität zur Dichte. Bei geringster Viskosität, z. B. bei Wasserfaden in Luft, ist sie das Anderthalbe des Zylinderumfangs und mit zunehmender Viskosität wächst sie bis zur Gesamtlänge des Zylinders.

Die logarithmische Zerfallsgeschwindigkeit ist der Oberflächenspannung zwischen Faden und Umgebung direkt, der Viskosität und dem Radius indirekt proportional, sobald die Viskosität groß ist. Besteht hingegen völlige Fluidität, so ist die Zerfallsgeschwindigkeit der Quadratwurzel der Dichte und der dreihalbten Potenz des Radius umgekehrt, der Oberflächenspannung direkt proportional. Die Zerfallsgeschwindigkeit, die der Bruchwahrscheinlichkeit entspricht, hängt also

auch von der Oberflächenspannung ab, während das bei dynamischer Stabilitätsgrenze, die der Interferenz entspricht (siehe unten), nicht der Fall ist.

Diese Tatsachen, denen die Experimente von Rayleigh entsprechen, geben Rechenschaft von der Interferenz der Brüche. Ist irgendwo ein Bruch entstanden, so ist eine Umgebung beiderseits bruchfrei und die wahrscheinlichste Lage eines neuen Bruches ist in einer Entfernung zu suchen, die je nach der Viskosität von dem anderthalbfachen des Umfanges beginnend bis zu einer Stabilitätsgrenze sich bewegt.

Die bisherige Theorie von Plateau und Rayleigh behandelt nur den unendlich langen Zylinder und bedarf daher einer Erweiterung, um auf dem endlichen Zylinder unmittelbar anwendbar zu werden. Während beim ersteren gleiche Bruchwahrscheinlichkeit an jeder Stelle besteht, ist es hier klar, daß die Enden eine Interferenzwirkung genau wie Brüche ausüben müssen. Die Verteilungskurve der Bruchwahrscheinlichkeiten muß daher nach den Enden in der Art einer Glockenkurve abfallen. Dies ist vermutlich die Verteilungskurve auf dem X-Chromosom, während bei Doppel-X und den Autosomen nach den Beobachtungen und Folgerungen von H. J. Muller über die Häufung der Letalgene in der Mitte dieser Chromosomen noch ein besonderes Minimum liegt, so daß an Stelle einer eingipfligen eine zweigipflige Verteilungskurve anzunehmen ist. In demselben Sinne sprechen die bekanntgewordenen Angaben über die Größe der Koinzidenz. Insbesondere ist Koinzidenz bei dem X-Chromosom ein Maximum in der Nähe von „tan“, welches nur 27 Einheiten vom linken Ende lokalisiert ist, bei den Autosomen hat die Koinzidenz anscheinend zwei Maxima symmetrisch zur Mitte in annähernder Übereinstimmung mit der Verteilung der Lethalgene. Die Verhältnisse auf dem X-Chromosom nötigen also anzunehmen, daß das linke Ende wesentlich länger und das Crossing-over im diploiden Zustande dort aus besonderen Gründen gehemmt ist, worauf ja auch die stärkere Aufspaltung im triploiden Zustand hinweist. Nach der obigen Theorie könnte auch die keulenförmige Verdickung des linken Endes von X, welche die statische Stabilität erhöhen muß, eine Ursache der Vergrößerung der Interferenzstrecke und damit der Hemmung des Cross-over-Prozesses bilden.

Der Umstand, daß die Dicke des Chromosoms auf die Länge der Interferenzstrecke von Einfluß ist, macht es theoretisch unmöglich, die Koinzidenz zur Grundlage der Längenmessung zu machen, wie das Morgan und Bridges gelegentlich vorschlagen.

Weinstein hat angegeben, daß die Interferenzwirkung, die von einem Cross-over zwischen Eosin und Ruby, die am linken Ende des X-Chromosoms gelegen sind, ausgeht, nach rechts zu einem Minimum abfällt und dann wieder ansteigt. Der Versuch ist nicht ganz beweiskräftig, weil mit Rücksicht auf die Vitabilität nicht sämtliche Gene gleichzeitig in einem Versuch auf demselben X-Chromosom beobachtet wurden. Da die Strecke Eosin-Ruby in Wahrheit ziemlich lang ist, so kann die Stelle des Cross-over zwischen ihnen in zwei verschiedenen Versuchsreihen durchschnittlich verschieden liegen und dadurch ein scheinbares Ansteigen der Interferenz im zweiten Versuch erklärt werden. Ist aber der Versuch richtig, so muß er aus der Asymmetrie der Verteilung der Bruchwahrscheinlichkeiten auf dem X-Chromosomen verstanden werden. Es muß dann angenommen werden, daß rechts vom Cross-over zwischen Eosin und Ruby für den durch den Bruch abgetrennten Teil nach Ausscheiden des getrennten linken Endes des X-Chromosoms nunmehr eine symmetrische Bruchwahrscheinlichkeitsverteilung übrig bleibt, welche am rechten Ende des X-Chromosoms nunmehr flacher abfällt als die ursprüngliche nach rechts schiefe Verteilungskurve, woraus offenbar das Weinstein-Phänomen folgt.

Von den physikalischen Konstanten des Chromosoms ändert sich in der Synapsis die Oberflächenspannung vermutlich wenig, dagegen besteht erhebliche Veranlassung, anzunehmen, daß die Viskosität eine Änderung erleidet. Über Viskositätsänderungen ist durch Untersuchungen der letzten Jahre viel bekannt geworden, wofür auf die zusammenfassenden Darstellungen von Heilbrun hingewiesen sei.

Eine Veränderung der Viskosität ist auch durch X-Strahlung und Änderung der Temperatur zu erwarten, wodurch die Versuche von H. J. Muller und Mavor über X-Strahlung sowie die Temperaturversuche von Plough verständlich werden.

Die X-Strahlung wirkt durch Ionisierung, die ihrerseits die Potentialdifferenzen der elektrischen Doppelschichten und folglich die Wasserbindung sowohl der Zelle wie des Kerns und damit die Fluidität der Chromosomen erhöht. Nach der Formel von Rayleigh ist dann eine kürzere Interferenzstrecke und ebenso höhere Bruchwahrscheinlichkeit zu erwarten. Tatsächlich tritt auch nach Mavor und insbesondere nach Muller nach einem Anfangsstadium, wo Nondisjunktion vermischt mit noch unbeeinflussten normalen Gametenbildungen vorherrscht, eine starke Vermehrung von Cross-over ein. Das Anfangsstadium möchte ich so auffassen, daß bei allzu starker Erhöhung der Fluidität die Zer-

reißung der Chromosomen in viele Stücke eine so vollständige wird, daß die Gesamtmasse demjenigen Teile nicht mehr zu folgen vermag, an dem die Teilungsspindel angeheftet ist. Erst bei abnehmender Wirkung der X-Strahlung stellt sich eine zwar an sich schwächere, aber gegenüber der normalen vermehrte Zerteilung her, bei der jedoch ein Zusammenhang der Teile entweder noch durch materielle Verbindung zäherer Beschaffenheit aufrechterhalten wird oder auch bei denen im weiteren Verlauf des Wachstumsstadiums eine solche nach ev. Cross-over wieder hergestellt wird oder wo die übrigen Teile dem an der Teilungsspindel angehefteten Teil deshalb folgen, weil durch den nach Belar sich bildenden Stammkörper indirekt eine Verbindung hergestellt wird.

Die Versuche von Plough zeigen, daß die Cross-over-Zahl in II und III zunimmt, wenn die Temperatur erhöht wird. Das steht im Einklang damit, daß Erhöhung der Temperatur die Viskosität vermindert. Daß die Zunahme der Bruchwahrscheinlichkeit in der Mitte eine relativ stärkere ist, ist so zu verstehen, daß die logarithmische Zerfallsgeschwindigkeit bei vermehrter Viskosität einer verstärkten Potenz der Radius (s. oben) proportional ist, und daß daher der geringere Umfang der Mitte des Chromosoms sich jetzt relativ stärker geltend macht wie vorher.

Über mendelistische Anthropologie

Felix Bernstein

Institut für mathematische Statistik der Universität Göttingen

(Mit 1 Textfigur)

Mischt man zwei reine Mendelsche Rassen AA und BB in den Verhältnissen $p : q$ ($p + q = 1$), so erhält man eine Mischrasse mit den drei Klassen der genetischen Konstitutionen AA, AB, BB, aus denen durch Auszählung sich wieder die ursprünglichen Häufigkeiten ergeben. In der Tat sind $AA + 2 AB$ und $AB + BB$ die Zahlen der A-Gene bzw. B-Gene. Ist also die intermediäre Klasse beobachtbar, so kann eine direkte genetische Bevölkerungsstatistik getrieben werden und das Mischungsverhältnis der ursprünglichen beiden reinen Mendelschen Rassen festgestellt werden.

Für die menschliche Singstimme ist Baß bezüglich Sopran, Mezzosopran bezüglich Bariton, Alt bezüglich Tenor, wie wir feststellten, jeweils in bezüglich gleichen statistischen Zahlen in einer Bevölkerung vorhanden und erweist sich also nur als geschlechtsverschiedener Ausdruck derselben genetischen Konstitution. Knabenstimmen zeigen dieselben Zahlen wie Mädchenstimmen. Auch gehen die Knabenstimmen in der Geschlechtsreife jeweils in die korrespondierenden Typen über. Die Formeln sind genetisch AA, AB und BB für die drei Gruppen der Singstimmen, und wir können also für das Baß-Sopranen A in der obigen Weise Statistik treiben.

Die Verteilung in Europa zeigt die Tabelle I.

In Sizilien sind nur etwa 12 %, in Pisa 17 % Baß-Sopranene vorhanden. Das Maximum mit 61,4 % liegt jedoch nicht am nördlichsten Punkte, sondern an der Westküste der Halbinsel da, wo das Friesengebiet vorgelagert ist, und weist auf dieses als auf eigentliches Maximum hin. Vermutlich würde Schweden noch höhere Zahlen geben. Ich nehme infolge dieser Verteilungsverhältnisse an, daß das Gen außerhalb des Bereichs der nördlichen Rassen durch Wanderung an seine jetzige Stelle

gelangt ist, die in Italien deutlich die Nordsüdrichtung zeigt. Untersuchungen an Zigeunern, die Herr Heucke durchführte, zeigen deutlich, daß die Alt-Tenorrasse nicht einheitlich ist. Etwa 30 % Baß-Sopran standen 20 % Alt-Tenor des deutschen Stimmtypus und 50 % eines neuen Alt-Tenortypus gegenüber, der sich durch wesentlich tiefere Alt-lagen der Frauen zunächst charakteristisch heraushebt.

Tabelle 1

	Gesamt- zahl	100 q	Gesamt- zahl	100 r	Differenz
Schleswig	275	44,0	218	43,2	0,8
Flensburg	340	47,2	144	44,4	2,8
Vejle	294	41,2	256	46,1	— 4,94
Hjörning	370	42,6	348	40,1	2,5
Husum, Hoyer, Tondern	381	38,6	368	39,1	— 0,5
Ribe	81	42,4	74	33,6	8,8
Ringkjöbing . . .	236	42,4	210	37,8	4,6
Stolp	429	43,5	249	44,4	—
Schivelbein . . .	207	44,9	64	52,2	—
Göttingen	1804	39,8	301	40,2	—
Mühlhausen . . .	—	—	315	47,3	—
Langensalza . . .	—	—	373	46,0	—
Kissingen	—	—	237	46,4	—
Iserlohn	—	—	1297	45,7	—
Basel	—	—	681	43,2	—
Altdorf	—	—	158	44,3	—
Innsbruck	—	—	686	44,2	—
Modena	—	—	158	49,7	—
Rum. Vlasca . . .	—	—	473	38 0	—
p. 100					
Pisa	397	16,6	—	—	—
Palermo	174	12,4	—	—	—
Messina	80	12,5	—	—	—
Reggio	29	13,8	—	—	—

q = Häufigkeit des Alt-Tenorgens, r = Häufigkeit des Gens für Linksdrehsinn des Haarwirls. (Drehung entgeg. dem Uhrzeigersinn).

Rein rezessive Gene a lassen sich aus den phänotypischen Klassen $A = AA + Aa$ und $a = aa$ so zählen, daß ihre Häufigkeit r als Quadratwurzel aus aa bestimmt wird. Jedoch setzt diese Formel Panmixie

voraus. Abwesenheit von Inzucht mit Störung der Klassenverhältnisse wird durch Stimmen der Hardyschen Panmixierelation (Aa^2) = $4 AA \cdot aa$ geprüft. Bei unseren Untersuchungen der Singstimmen war diese stets befriedigend erfüllt, so daß wir uns berechtigt hielten, an der gleichen Population die obige Formel zu gebrauchen.

Ein rein rezessives Gen ist das Gen L für den Linksdrehsinn des Kopfhairwirbels. Seine mit r bezeichnete Häufigkeit läuft völlig der Häufigkeit q des deutschen Alt-Tenorgens parallel. (Tabelle I.) Es hat wie dieses sein Minimum im Friesengebiet. In Italien hört die Parallelität von L mit dem Alt-Tenorgen auf, worin ich einen sicheren Beweis erblicke, daß eine weitere Unterscheidung des Alt-Tenorgens dort notwendig ist, im Sinne unserer Untersuchung an Zigeunern, die das Bestehen eines besonderen Alt-Tenorgens sicherstellte.

Soweit sich aus den Verteilungen Rückschlüsse auf Wanderungen ziehen lassen, scheint in Deutschland eine Wanderung des deutschen Alt-Tenorgens in der Hauptsache von Osten und Südosten nach Westen und Nordwesten, in Italien eine Wanderung des Baß-Soprans von Norden nach Süden in Frage zu kommen. Anhaltspunkte für Wanderung des Baß-Soprans in Deutschland haben sich noch nicht ergeben, da die ganze Ungleichheit der Verteilung zwanglos durch die zweifellose Wanderung des deutschen Alt-Tenorgens von kontinentaler Seite her zu erklären ist. Weit umfassender ist heute das Material der von Landsteiner entdeckten, von v. Dungern und Hirschfeld als erblich nachgewiesenen und von Hirschfeld anthropologisch untersuchten Blutgruppen. Nachdem von mir drei Gene, A, B, R, von denen A und B über R dominieren, nachgewiesen werden konnten und ihre Häufigkeiten p, q, r gezählt wurden, haben sich zahlreiche Einzelergebnisse von wesentlichem anthropologischen Interesse deuten lassen. Zunächst sind die Haupteinteilungen der Anthropologie bestätigt worden, indem Rassengruppen, deren Verwandtschaft man stets annahm, nahe zusammenliegen. Die Türken und Ungarn, obgleich seit Jahrhunderten getrennt, zeigen die gleichen Verhältnisse p : q : r. Die Zigeuner erweisen sich als Verwandte der Inder. Deutsche Kolonisten in Ungarn zeigen nach Verzar dieselbe Zusammensetzung wie die Bewohner der Stammgenden in Süddeutschland. Die Australier haben A, jedoch nicht B mit Mongolen und Europäern gemein. Die A-Gene zeigen zwei Maxima, eines in Japan, ein anderes in Südosteuropa. Die B-Gene zeigen nur ein Maximum in Asien zwischen Indien und China. Die Indianer und die primitiven Rassen zeigen weder A noch B.

trage von 50 bis 60 %) irgendwo in der Mitte zwischen Japan und Südosteuropa zu vermuten. Einige Aspiranten an diesem Platz haben verdächtige Abweichungen von der Panmixierelation und zwar wegen auffällig vermehrter Heterozygoten AB (z. B. Bestimmungen von Jeney, Manuila und Popovicu), so daß an die von Oluf Thomsen entdeckte AB vermehrende Fehlerquelle zu denken ist.

Jedenfalls war die A'-Verbreitung schon recht weit vorgeschritten, als die B-Bildung einsetzte.

Mit dem Genkomplex B hat sich zugleich der ganze bei den Menschen, welche die B-Mutation erfuhren, bestehende Komplex in genau dieselbe Bewegung gesetzt (wobei von den Individuen hier, wie immer abzusehen und nur die Genpopulationen ins Auge zu fassen sind). Enthielt also die Mutationsmasse z. B. das Gen T, etwa die mongolische Augenlidfalte, in der Proportionen $m : 1-m$, so muß dieses sich in der Genwelle von B so mit ausbreiten, daß stets $q \cdot m = M$ die Häufigkeit der Lidspalte ist, wo dieselbe, wie etwa in Südeuropa vor der Ausbreitung der B-Welle nicht als vorhanden anzunehmen wäre. Umgekehrt ist, wenn heute das Gen der mongolischen Lidspalte T dort in der Häufigkeit M beobachtet wird (in einer statistischen Häufigkeit, die übrigens unabhängig von der Häufigkeit q der Eigenschaft B sein würde), so ist $M/q = m$ die Häufigkeit von T am Entstehungsort von B. Daraus folgt, daß das typisch mongolische Gen der Augenlidfalte T, das in Südeuropa wahrscheinlich sehr selten ist, auch an der Bildungsstätte von B nur in sehr geringen Proportionen vorhanden war.

Dieser schon in Europa zu ziehende Schluß erhält nun eine Parallele dadurch, daß die Indianer die Mongolenfalte besitzen, ohne B empfangen zu haben, da der Zusammenhang zwischen ihnen und den Ostasiaten offenbar schon gelöst war, bevor das B-Gen entstanden ist, wenn man nicht annehmen will, daß der mongoloide Typus aus Nordamerika später nach Asien eingewandert ist. Andererseits besitzen die Inder ebenfalls das B-Gen mit sehr viel geringeren Beimengungen der mongolischen Merkmale, so daß alle Tatsachen zu dem gleichen Schlusse stimmen, daß an dem Orte der Entstehung des B-Gens das Gen T der mongolischen Lidfalte nur spärlich vertreten war.

Den Wanderungen des B-Gens entsprechen, wie Klein und Osthoff in Herne in Westfalen durch Untersuchung des Herkunftsorts der Eltern der untersuchten Kinder direkt nachweisen konnten, wirkliche Wanderungen von Individuen von Ost- nach Westdeutschland. In der Regel dürfte jedoch schon der Vorgang der Vermischung, der sich stets

in einem gewissen geographischen Umkreis vollzieht, genügen, um analog wie bei dem physikalischen Diffusionsvorgang, eine genetische Diffusion zu erzeugen, ohne daß Individuen in bestimmter Richtung wandern. Die Verkehrsstraßen, insbesondere die großen Ströme, in deren Richtung ein verstärkter Kontakt stattfindet, heben sich auch bei diesem Prozeß notwendig als genetische Wanderungsstraßen hervor. Bei dem Duplexgen, welches die dunkle Augenfarbe bedingt, ist schon aus den Karten von Virchow, Kollmann, Schimmer und anderen diese Tatsache trotz der wenig genügenden Beobachtung deutlich zu erkennen, und sie tritt auch bei den Blutgruppengeneten erneut zu Tage.

Die eben erwähnte Tatsache erklärt, warum Genwanderungen auch dahin gelangen können, wo die Individuen, in welchen die Gene ursprünglich entstanden, selbst nicht einmal lebensfähig gewesen sein würden. Dies muß zu großer Vorsicht in der Annahme von unabhängigen Konvergenzbildungen in einer wie die Menschheit im nächsten Kreise stets panmiktisch lebenden Art mahnen.

Freilich werden die positiven Schlüsse, wie sie sich in der Gleichung $M = q \cdot m$ ausdrücken, unsicher, wenn es sich um Genpaare nicht-differentiellen Charakters handelt, die also einer beträchtlichen Selektion unterliegen, welche ihren relativen Bestand in der Population ändert, oder auch um solche, die leichte Mutabilität zeigen. Immerhin wird man auch im ersteren Falle noch vorsichtige Schlüsse in bestimmter Richtung ziehen können. Wenn es auch z. B. zugestanden werden muß, daß helle Hautfarbe bereits in Südeuropa einer Gegenauslese unterliegen wird und entsprechendes für helle Augen und Haarfarbe geargwohnt werden kann, so zeigen doch die bekannt gewordenen oben erwähnten Karten der Pigmentierung, daß die Selektion so langsam vor sich geht, daß noch alle historisch bekannten Rassenwanderungen in der heutigen Verteilung erkannt werden können (vergl. auch die obigen Ergebnisse von Verzar).

Es empfiehlt sich aber, nach Möglichkeit solche Gene als Indices der Wanderungs- und Mischungsvorgänge zu benutzen, welche möglichst wenig Selektionswert zu besitzen scheinen, wofür die Gene, welche die Haarform bestimmen, oder welche die Fingerabdrücke bestimmen, als Beispiel angeführt seien. Die von Landsteiner und Witt entdeckte Tatsache, daß auch die anthropoiden Affen A- und B-Gene besitzen, ist wohl dahin aufzufassen, daß zu irgendeiner Zeit diese Gene beim Menschen und Affen gegenüber der gleichen Schädigung, vielleicht einem Virus, einen Selektionswert besaßen und zu gleichen Bildungszeiten an der

gleichen Stätte rein gezüchtet wurden. Danach würde man bei den Affen der neuen Welt das Auftreten der Gene A und B nicht erwarten. Einen Selektionswert heute noch anzunehmen, liegt bisher kein beweisender Grund vor.

So nützlich die geschilderten Überlegungen als Arbeitshypothesen auch sein mögen, das Wichtigste ist zur Zeit die Förderung der Tatsachen über Genverteilung; dazu gehört das Studium des Erbgangs von genau definierten Eigenschaften und ihre Massenbeobachtung. Die größte Schwierigkeit liegt darin, daß die meisten Gene sich in einer von Lebensalter und Geschlecht abhängigen Weise manifestieren. Hierüber haben wir an dem Fall der zusammengewachsenen Augenbrauen einem rezessiven, in Hellas häufigen Merkmal ausgedehnte Untersuchungen angestellt. Dieses nach Schiff und von Luschan auch in Kreta häufige Merkmal dürfte der Rasse angehört haben, welche vor der dorischen Wanderung in Griechenland saß und heute durch die „Mani“ noch sehr deutlich repräsentiert wird. Eine genaue Zählung des Gens steht noch aus. Allelomorphe von abgeschwächter Wirkung haben wir in Tirol und in Deutschland ausgezählt, wobei sich jedoch gerade bei den abgeschwächten Allelomorphen die Schwierigkeiten der Altersmanifestation geltend machten, so daß die Resultate noch nicht als abgeschlossen betrachtet werden können. Genau die gleichen Schwierigkeiten bereiten Haar- und Augenfarbe. Die Altersmanifestation der Augenfarbe, sowie die Abhängigkeit der Manifestation vom Geschlecht erklärt qualitativ sämtliche Beobachtungen unter Zugrundelegung eines monohybriden Schemas mit eventuell mehreren Allelomorphen. Jedoch bereitet hier die Gattenkorrelation Schwierigkeiten für die Populationsanalyse.

Zum Schluß sei das Methodische und Prinzipielle noch zusammenfassend hervorgehoben:

Die mendelistische Anthropologie beschäftigt sich nicht mit den Individuen sondern mit den Genvorräten, geographisch, historisch abgegrenzter Gesamtheiten, die sie von der zufallsmäßigen Kombination im Einzelindividuum abstrahierend zum Gegenstand des Studiums macht.

Aus dem Vergleich der geographisch verschiedenen Stellen ergibt sich das Bild der Wanderungen unter Rückschluß auf die Bildungsstätten als Orte der maximalen Häufigkeit der betreffenden Erbeinheit. Eine Reihenfolge der Bildungen und ebenso eine Gleichzeitigkeit der Bildungen von Genkomplexen kann erkennbar werden. Die Bildungsgleichzeitigkeit von Genkomplexen wird aus der gleichen Häufigkeit des

Vorkommens der dem Komplex angehörenden Gene erkannt, wobei ihr Zusammentreffen im Individuum gleichgültig ist und für das Vorkommen in der Gesamtheit auch für gekoppelte Gene statistische Unabhängigkeit besteht. Ausbreitungsgleichzeitigkeit von Genen, die verschiedenen zeitlichen Komplexen angehören, wird an der konstanten Proportion ihres Vorkommens längs der Wanderungsstraßen zuweilen erkennbar sein. Liegt eine solche Ausbreitungsgleichzeitigkeit eines Genes A mit einem anderen selteneren Gen B vor, so ist das häufigere Gen als das jüngere zu vermuten.

Endlich wollen wir noch das Verhältnis der Genkomplexe, von denen hier die Rede ist, zu dem Rassenbegriff in Kürze erörtern.

Die zeitliche und örtliche Umgrenzung der Genkomplexe leitet zu der Arbeitshypothese hin, daß in der Vergangenheit des Menschen zu gewissen Zeitschichten ausgesprochene Inzuchtsgemeinschaften bestanden haben, die einer Gesamtheit gleichartiger Einwirkungen ausgesetzt waren. Solche Inzuchtsgemeinschaften, die hier in verschiedenen Zeitschichten und auch in bestimmten örtlichen Umkreisen rekonstruiert werden, könnten sehr wohl als Rassen bezeichnet werden, wenn dadurch nicht das Mißverständnis erweckt würde, als ob es sich um letzte Einheiten handle, deren Zusammensetzung nicht weiter zurück zu verfolgen sei. Dagegen ist hier durchaus Problem, welche Bestandteile von Genkomplexen, die älteren Zeitschichten angehören, in einen der Betrachtung unterliegenden Genkomplex eingetreten sind. Wenn daher in diesen Untersuchungen, was sich der Kürze halber nicht vermeiden läßt, von nordischer Rasse, Mittelmeerrasse usw. gesprochen wird, so ist damit stets an eine historische Inzuchtsgemeinschaft in bestimmter Zeitschicht gedacht, während die Genkomplexe, welche während der Inzuchtsgemeinschaft erworben wurden, ebenso wie die Grenzkomplexe, welche in die Inzuchtsgemeinschaft eintraten, hier Gegenstand der Erforschung bilden. Der rein genealogische Begriff der Inzuchtsgemeinschaft bildet also das Skelett der zeitörtlichen Lokalisierung der Genkomplexe und es kann, nachdem es mit dem lebendigen Inhalt dieser umkleidet ist, die so gewonnene Einheit auch mit dem Begriff einer Rasse in dem historischen Sinne bezeichnet werden, freilich mit der Einengung zeit-örtlicher Begrenzung.

Chromosome Number in *Silene* and the Neighbouring Genera

Kathleen B. Blackburn

Armstrong College, Newcastle-on-Tyne

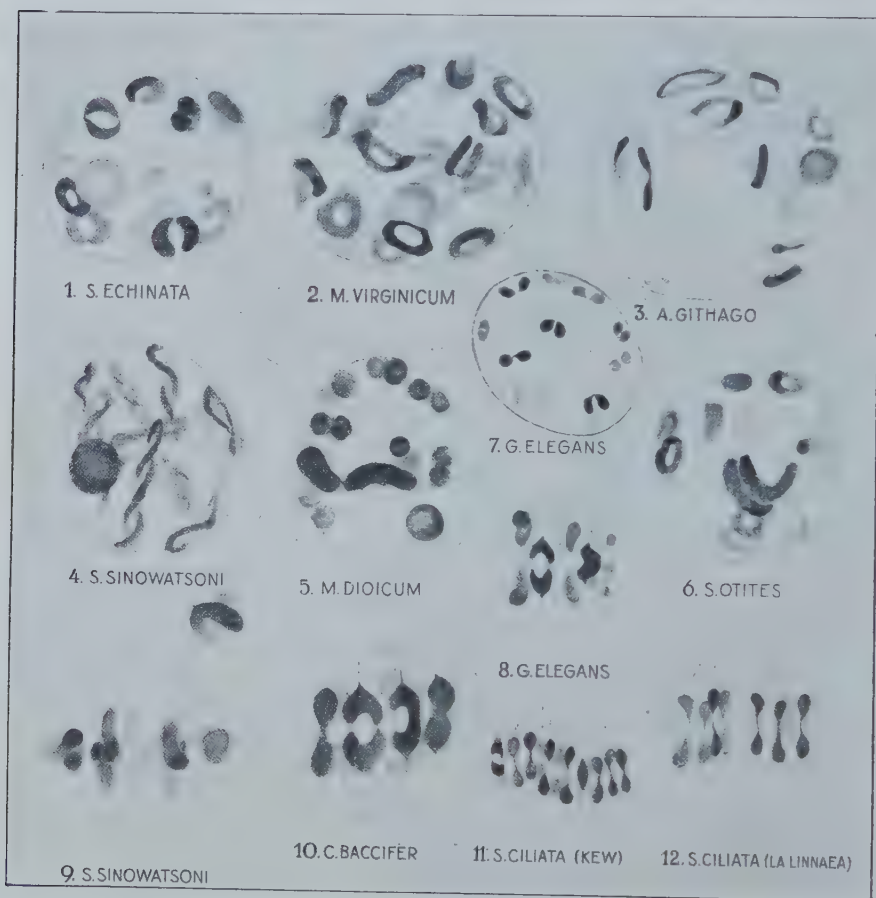
(With 65 text-figures)

Much has been written concerning the numerous interesting sex forms to be found within the *Silenoideae* section of the *Caryophyllaceae* (see Warming, Correns etc.) and, since a whole range of conditions which lie between the completely hermaphrodite and the dioecious forms is known, it was thought that a wide investigation of as many species as possible, both from the point of view of sex condition and chromosome complement, might be worth while. The present paper is concerned only with some of the results of the chromosome studies.

Though the investigation has, so far, been chiefly concerned with the *Silenoideae* the few results obtained in the *Diantheae* suggest that the work can be profitably extended in that direction. In the *Silenoideae* the chromosome base number is invariably 12 whereas in *Dianthus*, *Vaccaria*, *Saponaria* and *Gypsophila* the figures so far obtained for a haploid count are 15, 15, 14 and 17 respectively. (See Table). Since Heitz gives 18 as the figure for another species of *Gypsophila* we may have in this group a different type of variation in chromosome number from that which obtains in the *Silenoideae*.

In all over 80 species have been examined in the two groups and among these the form of the chromosome found at the reduction division is most remarkably constant. At diakinesis and the heterotype metaphase the bivalent chromosomes are in the form of rings such as are shown in Figures 1, 2 or 10. The spindle fibre attachment is thus median. An extreme form in one direction is illustrated by *Agrostemma Githago* (Fig. 3) in which the chromosome is relatively long for its width. The other extreme is illustrated by *Melandrium dioicum* or *Gypsophila elegans* (Fig. 5 or 7) in which

the chromosome is so short that the ring is frequently not closed. There is, however, one conspicuous aberration from the above type; this is to be found in *Silene sinowatsoni*, a Chinese form kindly given to me by Professor W. Wright Smith, of Edinburgh, who originally described



Figs. 1—12

Figs. 1—6. Diakinesis. Figs. 5 and 6 show XY pairs in dioecious species.
Figs. 7—12. Heterotype metaphase. All figures $\times 2200$

it. Here the chromosomes are long with subterminal attachments and still show a marked twist in the bivalents even up to the heterotype metaphase. (See Figs. 4 and 9, also Fig. 62.) No intermediate forms are known and the significance of the difference seems at present completely obscure.

In *Silene sinowatsoni* it seems probable that it would be possible to distinguish individual chromosomes by differences in shape and spindle fibre attachment but in the other species only in a few cases can even one bivalent be distinguished by being larger than the rest.

The dioecious species come under a different category since, both in the dioecious species of *Melandrium* and in *Silene Otites*, sex chromosomes are readily to be identified. The condition in *Melandrium album* is too well known by now to need further description and has been shown, beyond all possibility of doubt, to be of the usual XY type with the X chromosome larger than the Y. My original error in this matter was due entirely to the circumstance that I had only profile views of the XX pair in the female and did not realise it. Five forms of these dioecious *Melandriums* have been examined and their condition is almost identical. (See Fig. 5 from the hybrid *M. album* \times *M. rubrum*.) *Silene Otites* is essentially similar but differs in details as described by me at Ithaca last year. (See Fig. 6.)

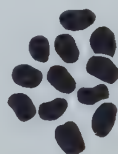
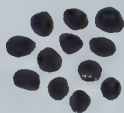
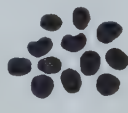
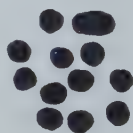
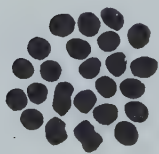
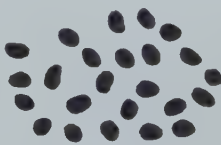
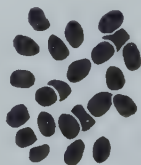
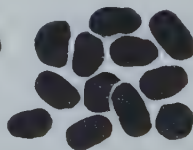
Returning to the question of chromosome number within the *Silenoideae*, it is to be noticed that the occurrence of polyploidy is astonishingly infrequent in the group. Considering the large size of the genus *Silene* we might have expected it to behave in this respect like *Rosa* or *Chrysanthemum*: instead we find only two polyploid species out of the 45 examined. In the neighbouring closely allied genera four more cases have been discovered making a total of 6 species out of the 75 investigated. (See Figs. 13—65, also Table.)

Considering these latter genera first we find that *Agrostemma Githago* is a tetraploid species. This is perhaps not surprising since the species has been considered by Cosson not to be a truly wild species but to have arisen as a weed of cultivation from the smaller Anatolian *A. gracile*. (See Williams.)

The three remaining polyploids are indigenous American species of *Melandrium* of the section *Elisanthe*. These plants *M. pennsylvanicum*, *M. californicum* and *M. virginicum*, are all tetraploids whereas the old world *M. Elizabethae*, *M. Zawadskii*, *M. noctiflorum* etc. etc. are diploids. Curiously enough the chromosomes in the tetraploid species are actually larger than those in the diploid forms. (See Figs. 26—34.)

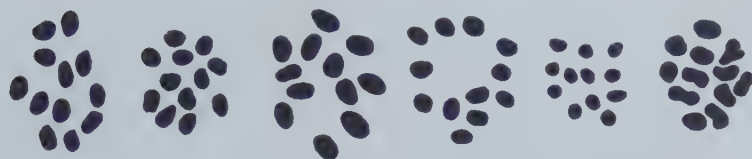
This difference between the old and new world species of *Melandrium* is not paralleled in the genus *Silene* for the American *S. antirrhina* has twelve chromosomes, in agreement with most of the other species from widespread localities. There are two polyploid species as men-

tioned above. These are *Silene vallesia* and *S. ciliata*. *S. vallesia*, a native of the Alps, is a tetraploid plant but *S. ciliata*, from the

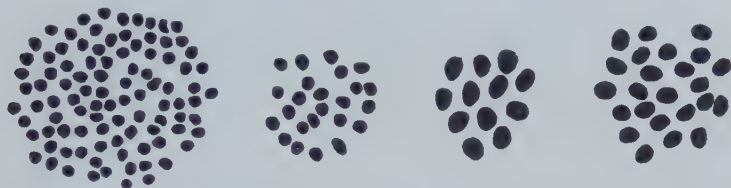
13. *A. Githago*14. *L. chalcœlonica*15. *L. Arkwrightii*16. *L. Haageana*17. *L. coeli-rosa*18. *L. Flos-Jovis*19. *L. hybrida*20. *L. coronaria*21. *L. flos-cuculi*22. *V. Sartori*23. *V. alpina*24. *P. Lagascae*25. *L. alpestre*26. *M. dioicum hybrid*27. *M. "pyrnanense"*28. *M. noctiflorum*29. *M. auriculatum*30. *M. Zawadskii*31. *M. Elizabethae*32. *M. virginicum*33. *M. californicum*34. *M. pennsylvanicum*35. *C. baccifer*

Heterotype metaphase plates in the *Silenoideae* — All figures $\times 2200$

Figs. 13—35. From the genera *Agrostemma*, *Lychnis*, *Eudianthe*, *Viscaria*, *Petrocoptis*, *Heliosperma*, *Melandrium* and *Cucubalus*



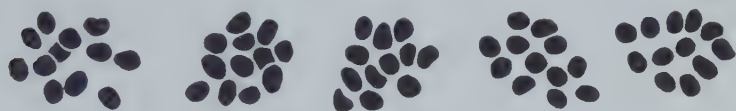
36. *S. maritima* 37. *S. inflata* 38. *S. fimbriata* 39. *S. conica* 40. *S. dichotoma* 41. *S. glauca*



42. *S. ciliata* (Kew) 43. *S. ciliata* (La Linnaea) 44. *S. mentagensis* 45. *S. vallesia*



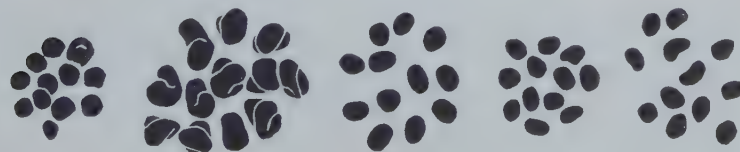
46. *S. saxifraga* 47. *S. acaulis* 48. *S. rupestris* 49. *S. compacta* 50. *S. nicaensis*



51. *S. fuscata* 52. *S. mekinensis* 53. *S. cretica* 54. *S. antirrhina* 55. *S. muscipula*



56. *S. Behen* 57. *S. linicola* 58. *S. echinata* 59. *S. Frivaldskyana* 60. *S. tenuis*



61. *S. Olites* 62. *S. sinowatsoni* 63. *S. viridiflora* 64. *S. mutans* 65. *S. italica*

Figs. 36—65. From the genus *Silene*

Table to show the Haploid Chromosome Number in Silene and the Neighbouring Genera

<i>Agrostemma Githago</i>	24	<i>Silene fuscata</i>	12	<i>Lychnis flos-Jovis</i>	12
<i>Viscaria Sartori</i>	12	<i>Bergiana</i>	12	<i>flos-cuculi</i>	12
— <i>alpina</i>	12	<i>virescens</i>	12	— <i>hybrida</i>	12
<i>Silene maritima</i>	12	<i>mekinensis</i>	12	<i>Petrocoptis Lagascae</i>	12
— <i>inflata</i>	12	<i>integripetala</i>	12	<i>Heliosperma alpestre</i>	12
— <i>fimbriata</i>	12	<i>cretica</i>	12	— <i>quadrifidum</i>	12
— <i>conica</i>	12	<i>antirrhina</i>	12	<i>Melandrium album</i>	12*
— <i>conoidea</i>	12	<i>muscipula</i>	12	— <i>rubrum</i>	12*
—	12	<i>Behen</i>	12	— <i>album</i> × <i>rubrum</i>	12*
— <i>dichotoma</i>	12	<i>volubilitana</i>	12	— <i>divaricatum</i>	12*
— <i>disticha</i>	12	<i>linicola</i>	12	— <i>glutinosum</i>	12*
— <i>gallica</i>	12	<i>echinata</i>	12	—	
— <i>obtusifolia</i>	12	<i>squamigera</i>	12	— <i>noctiflorum</i>	12
— <i>corrugata</i>	12	—		— <i>Elizabethae</i>	12
— <i>pendula</i>	12	<i>Friwaldskyana</i>	12	— <i>auriculatum</i>	12
— <i>sericea</i>	12	<i>tatarica</i>	12	— <i>Zawadskii</i>	12
— <i>glauca</i>	12	<i>tenuis</i>	12	— "yunnanense"	12
— <i>clliata</i>	24	<i>Otites</i>	12*	— <i>virginicum</i>	24
—	96	<i>Sinowatsoni</i>	12†	— <i>pennsylvanicum</i>	24
— <i>mentagensis</i>	12	<i>viridiflora</i>	12	— <i>californicum</i>	24
— <i>vallesia</i>	24	<i>nutans</i>	12	<i>Cucubalus baccifer</i>	12
— <i>schafta</i>	12	<i>italica</i>	12	<i>Saponaria ocyroides</i>	14
— <i>saxifraga</i>	12	<i>fruticosa</i>	12	— <i>calabrica</i>	14
— <i>acaulis</i>	12	<i>Eu dianthe coeli-rosa</i>	12	— <i>pulchella</i>	14
— <i>rupestris</i>	12	— <i>corsica</i>	12	— <i>officinalis</i>	14
— <i>armeria</i>	12	<i>Lychnis chalcidonica</i>	12	—	
— <i>compacta</i>	12	<i>Haageana</i>	12	<i>Vaccaria segetalis</i>	15
— <i>asterias</i>	12	— <i>Arkwrightii</i>	12	<i>Dianthus barbatus</i>	15
— <i>nicaensis</i>	12	—		— <i>deltoides</i>	15
		<i>coronaria</i>	12	<i>Gypsophila elegans</i>	17

*) Dioecious plants with an XY chromosome pair in the male.

†) Shows a different type of chromosome.

Pyrenees, shows a quite unusual condition. My material did not come direct but was obtained partly from Kew Gardens and partly from Professor Chodat's Alpine Garden, La Linnaea. These two races though similar in appearance have shown themselves to possess totally dissimilar chromosome numbers: the former has 96 haploid chromosomes whereas the latter has 24. To find this high number in a group with such a consistently low figure as twelve is in itself rather surprising but when we consider that it is only found in one race of a species, of which another race shows only one fourth of the number of chromosomes, a condition is revealed which warrants further consideration.

Unfortunately I have no living material of the tetraploid race, at present, but with relation to the 16-ploid race it can be said that it is perfectly fertile and apparently not apogamous. A comparison of cytological details shows that the chromosomes in the 96 race though actually smaller than in the 24 race are not greatly so. (See Figs. 11 and 12, Figs. 42 and 43) inversely the size of the pollen mother cells is as 4:3. Since the usual ring type of chromosome is present in each case the multiplication cannot be due to transverse splitting of the chromosomes. As to the actual method by which the increase of number has been brought about I prefer not to hazard a guess, especially since I have hope that by examining further races of this species I may be able to obtain some more direct evidence or, at any rate, fill in the gap between the tetraploid and the 16-ploid condition.¹⁾

We have thus before us, in the case of *Silene ciliata*, an example of a plant in which the multiplication of the chromosomes four times has made no obvious difference in its appearance. To my mind this discovery alone is of sufficient genetic interest to justify the somewhat large expenditure of energy on systematic chromosome counting in the group, since the plant itself appears so ordinary that it would probably never have been discovered otherwise.

Literature Referred to

Blackburn, K. B. 1924. The Cytological Aspects of the Determination of Sex in the Dioecious Forms of *Lychnis*. — British Journ. Expt. Biol. 1 pp. 413—430.

¹⁾ Since writing the above the chromosomes have been counted in the root tips of further races and one from Edinburgh Botanic Gardens has proved to be diploid, thus giving three different haploid chromosome numbers, 12, 24 and 96, all within the one species *S. ciliata*.

- Blackburn, K. B. 1926. A study on the Sex of Flowers in Campions and Catchflies. — *The Vasculum* Vol 12 no. 3 pp. 91—93.
- 1926. The Occurrence of Sex Chromosomes in Flowering Plants etc. — Internat. Bot. Congress at Ithaca.
- Correns, C. 1906. Die Vererbung der Geschlechtsformen bei den gynodiöischen Pflanzen. — *Ber. der Deutsch. Bot. Gesellschaft*, Bd. 24, pp. 459—474.
- Heitz, E. 1925. Beitrag zur Cytologie von *Melandrium*. — *Archiv für wiss. Bot.*, Bd. 1, Heft 2, pp. 241—259.
- 1926. Der Nachweis der Chromosomen. 1. — *Zeitschr. für Botanik*, Bd. 18.
- Meurman, O. 1925. The Chromosome Behaviour of some Dioecious Plants etc. — *Soc. Scient. Fennic. Commentat. Biol.* II, 3. pp. 1—104.
- Smith, W. W. 1920. Some new Chinese Plants. — *Notes Bot. Garden, Edinburgh* XII, p. 223.
- Warming, Eug. 1890. Om Caryophyllaceernes Blomster. *Bot. Forenings Fests.*
- Williams, F. N. 1895. A Revision of the Genus *Silene*. — *Journ. Linn. Soc. Bot.*, Vol. 32.

Zytologische Untersuchungen an seltenen Getreide- und Rübenbastarden

Hubert Bleier

Hochschule für Bodenkultur, Wien

Die Untersuchungen habe ich an Bastarden des Herrn Hofrat Tschermak, Wien, vorgenommen. Da Herr Hofrat Tschermak diese Bastarde und ihre Vererbungsverhältnisse hier selbst in einem Lichtbildervortrag beschrieben hat, werde ich mich in meinen Ausführungen ganz auf die zytologischen Verhältnisse beschränken.

Als ich voriges Jahr die zytologischen Ergebnisse über die fertilen *Aegilops*-Weizenbastarde veröffentlichte, habe ich absichtlich über die Ursachen ihrer Entstehung geschwiegen, da ich nur Pflanzen der 5. und 6. Generation untersucht hatte. Um aber über die Frage der Entstehung der fertilen Bastarde mit den addierten elterlichen Chromosomenzahlen wenn möglich doch noch etwas zu ermitteln, wurden in den letzten Jahren wiederholt F_1 -Bastarde mit den gleichen Elternlinien der fruchtbaren Bastarde hergestellt. Während der heterotypen Teilung der Pollenmutterzellen dieser sterilen F_1 -Bastarde wurden in keinem Stadium Gemini, sondern nur univalente Chromosomen gefunden. Im Leptonema-Stadium kann man deutlich eine Längsspaltung jedes einwertigen Chromosoms sehen. Die Bilder machen den Eindruck, als ob zwei Spiralen in lockeren Windungen umeinander geschlungen wären. Mit Fortschreiten der Kernteilung werden die Chromosomen kürzer, die Windungen der Spiralen enger. Im Endstadium der Prophase sind die Chromosomen als kompakte, kurze, dicke Stäbchen vorhanden, ohne daß von der Längsspaltung noch etwas zu sehen ist. Eine Ansammlung der Chromosomen in einer Äquatorialplatte konnte ich nie beobachten. Die Univalenten sind über den ganzen Kernraum verteilt und sammeln sich allmählich an 2 Polen; meist findet eine ziemlich gleichmäßige Verteilung auf die beiden Pole statt. Eine Längsteilung der Chromosomen in der heterotypen Teilung wurde nicht bemerkt.

Fast immer werden alle Chromosomen in die beiden Tochterkerne eingeschlossen. Es kommen aber auch in den Dyaden 1—2 Mikronuclei vor. Die homoiotype Teilung verläuft ziemlich normal. Die Chromosomen sammeln sich in 2 Äquatorialplatten, und nach der Längsspaltung wandern die Chromosomenhälften an die Pole. Die Chromosomen der Mikronuclei spalten ebenfalls längs. Auch in der zweiten Teilung bleiben ab und zu Chromosomen im Plasma zurück. Es entstehen in der Hauptsache 4, aber auch 5 bis 6 Tetradenzellen. Neben dem großen Kern kann man bis zu 4 Mikronuclei in einer Zelle finden. Die Reduktionsteilung stimmt im wesentlichen mit der von Percival (1927) für den Bastard *Aegilops ovata* \times *Triticum dicoccum* beschriebenen überein. Nur konnte ich nie eine Längsspaltung schon bei der ersten Teilung sehen. Ob eine Längsspaltung der Chromosomen schon in der heterotypen Teilung durchgeführt wird, scheint nach meinen Erfahrungen an Weizenbastarden keine charakteristische Eigenschaft für bestimmte Weizenbastarde zu sein. Es scheint mir vielmehr, daß der Eintritt der Längsspaltung zeitlich auf die späte Anaphase fixiert ist. Wenn nun bei Bastarden mit Univalenten aus irgendwelchen Gründen einzelne Chromosomen sich zu diesem Zeitpunkt noch am Äquator befinden, so wird bei ihnen die Längsspaltung schon in der heterotypen Teilung durchgeführt.

An den sterilen *Aegilotriticum*-Bastarden konnte ich demnach keine Anhaltspunkte dafür finden, wie die Chromosomenzahl der fertilen Bastarde erhöht worden sein konnte. Daß natürlich die Chromosomenzahlerhöhung bei den Kenntnissen, die wir über die Vererbung und Zytologie dieser Bastarde besitzen, nicht durch Zerfall der Chromosomen eingetreten ist, brauche ich eigentlich vor einer Versammlung von Vererbungsforschern und Zytologen nicht zu betonen. Ich erwähne dies hier nur deshalb, weil vor kurzer Zeit Konrad Meyer bei einer Besprechung den Zerfall der Chromosomen als eine Möglichkeit der Chromosomenzahlerhöhung bei diesen Bastarden unter Berufung auf Stolze angeführt hatte.

Ganz die gleichen zytologischen Verhältnisse, wie oben beschrieben, habe ich auch bei einem Bastard *Aegilops ovata* mit einer anderen Sorte von *Triticum durum* gefunden.

Rückkreuzungen der Mutter (*Aegilops ovata*) mit den beiden fertilen Bastarden wurden auch untersucht.

Bei dem Bastard *Aegilops ovata* \times [*Aegilops ovata* \times *Triticum durum* (fertile Kombination)] werden 14 bivalente + 14 univalente Chromo-

somen gebildet. Die Bivalenten liegen in einer Äquatorialplatte, während die Univalenten über den ganzen Kernraum zerstreut sind. Nachdem die Bivalenten sich getrennt haben und ihre Partner an die Pole abgewandert sind, ordnen sich die Univalenten im Äquator und verteilen sich dann auf die beiden Pole ohne Längsspaltungen. Es kann aber auch der Fall eintreten, daß der Zeitpunkt der Längsspaltung mit der Sammlung in der Äquatorialplatte zusammenfällt. Die beiden verschiedenen Typen können in benachbarten Zellen vorkommen. In der zweiten Teilung findet bei den Chromosomen die Längsteilung statt, wenn sie nicht schon in der ersten Teilung eingetreten war. In der ersten und zweiten Teilung können Chromosomen im Plasma zurückbleiben, die dann Mikronuklei bilden. Im Tetradenstadium werden 4, 5 oder 6, meist 4 Zellen entwickelt. Der Bastard ist nur ganz schwach fertil.

Für den entsprechenden Bastard *Aegilops ovata* \times [*Aegilops ovata* \times *Triticum dicoccoides* (fertil)] sollte man eigentlich die gleichen zytologischen Verhältnisse, nämlich 14 Bivalente + 14 Univalente erwarten. Ich konnte aber nie einwandfrei Chromosomenpaare beobachten. Nur hier und da sieht man lang ausgezogene Chromosomen, die an einem Ende in der Äquatorialplatte noch zusammenhängen. Aus diesen Figuren darf man wohl auf eine vorhergehende Paarung schließen, die aber von kurzer Dauer sein muß, da normale Paarung in keinem Stadium gesehen wurde. Überhaupt ist die Reduktionsteilung bei diesem Bastard unregelmäßiger als beim vorhergehenden. Als Ursache für die fehlende Paarung könnte man wohl Mutation in den Chromosomen des fertilen Bastardes annehmen, wodurch die Chromosomen ihre Affinität zu den reinen *Aegilops*-Chromosomen verloren haben. Diese Frage bedarf aber noch an neuem, größeren Material der Prüfung.

Zur weiteren Analyse der Verwandtschaftsverhältnisse von *Aegilops ovata* wurde auch der triploide Bastard *Aegilops ovata* \times *Triticum monococcum* untersucht. Häufig enthalten die Zellen 21 univalente Chromosomen, die sich in 2 Gruppen verteilen, wobei in manchen Zellen Längsteilung, in anderen keine stattfindet. Daneben kommen aber auch Pollenmutterzellen vor, in denen bei der Anaphase bis zu 5 Chromosomenpaare mit je einem ihrer Enden im Äquator noch zusammenhängen und lang ausgezogen sind. Vermutlich kann also auch zwischen Chromosomen von *Aegilops ovata* und *Triticum monococcum* Paarung stattfinden. Dies widerspricht aber der bisher meist vertretenen Ansicht über die genomatische Zusammensetzung der *Aegilops* und *Triticum*-Arten, wonach *Triticum monococcum* das Genom A, Emmer die Genome

A und B, Dinkel die Genome A, B und C und *Aegilops orata* die Genome C und D besitzen sollen. Ohne mich näher auf die Richtigkeit dieser Genomformen einzulassen, wäre die Frage zu erwägen, ob die Geminibildung bei den Weizenbastarden für bestimmte Kombinationen konstant ist, oder ob nicht Außeneinflüsse nicht nur für den Ausfall der Paarung, sondern auch für den Eintritt von Paarung maßgebend sein können. Derartige Unterschiede in der Anzahl der gebildeten Gemini sind ja schon bekannt, z. B. für *Digitalis*. Ließe sich die Paarungsmöglichkeit experimentell willkürlich verschieben (cfr. Sakamura und Stow 1926), so würden dadurch auch neue Möglichkeiten für die Bastardierungszüchtung gegeben sein. Aber auch in Vererbungsexperimenten müßte man mit labileren Zahlen rechnen.

Als eine *Aegilops*-Dinkel-Kombination wurde der Bastard *Aegilops ovata* \times *Triticum vulgare* untersucht. Bei ihm wurde nirgends eine wirkliche Chromosomenpaarung, weder in der Prophase, noch später gefunden. Nur einige Anaphasen wurden gesehen, in denen bis 3 Chromosomenpaare noch im Äquator telosyndetisch verbunden waren. Also scheint lockere Paarung zwischen wenigen Chromosomen vorzukommen. Percival macht ähnliche Angaben für den gleichen Bastard. Der weitere Verlauf der Reduktionsteilung geht so vor sich, wie ihn Percival beschrieben hat. Doch konnte ich nie Längsteilung von Chromosomen in der heterotypen Teilung beobachten.

Dieser F_1 -Bastard hatte 2 Nachkommen, die beide ungefähr 50 Chromosomen somatisch, also eine höhere Zahl als F_1 besaßen. Die Reduktionsteilung verläuft ziemlich normal. In der Metaphase der einen Pflanze vereinigen sich ungefähr 20 Bivalente in einer Äquatorialplatte, während 6 Univalente über den Kernraum zerstreut liegen. Die Verteilung der Chromosomen ist bei so wenig Univalenten ziemlich gleichmäßig. So konnte ich 2 Telophasen mit 24 und 26 Chromosomen zählen. Die Pflanze brachte nur eine Frucht. Die zweite Pflanze besaß wahrscheinlich nur 4 Univalente, die Reduktionsteilung verlief entsprechend regelmäßig. Samen wurde aber nicht erhalten.

Es ist auffallend, daß bei Bastarden von *Aegilops ovata* mit den 3 Weizengruppen gerade mit *Triticum monococcum* die meisten Chromosomenpaare vorkommen. Wenn die Chromosomenpaarung als Gradmesser für die Verwandtschaft der Eltern gebraucht werden darf, so müßte nach meinen Befunden *Triticum monococcum* der *Aegilops ovata* am nächsten stehen. Allerdings müßte man noch beachten, daß möglicherweise Paarung auch zwischen Chromosomen eines Elters eintreten

könnte. Den Nachweis zu erbringen, daß dies wirklich der Fall ist, dürfte nicht leicht sein.

Ein bisher in der Getreidebastardierung noch nicht verwendetes *Triticum* ist das in Italien wildwachsende Gras *Triticum villosum*. Es besitzt 7 Chromosomen haploid. Ich habe bisher die sterilen Bastarde mit *Aegilops ovata* und *Aegilops ventricosa* Tausch als Mütter untersucht. Beide *Aegilops*-Arten besitzen 14 Chromosomen.

Der Bastard *Aegilops ovata* \times *Triticum villosum* bildet während der Reduktionsteilung keine Gemini. Die 21 Univalenten verteilen sich ohne Sammlung in einer Äquatorialplatte auf 2 Pole. Die Längsspaltung findet in der homoiotypen Teilung statt. Es werden 4—6 Tetradenzellen gebildet.

Bei dem zweiten *Triticum villosum*-Bastard mit *Aegilops ventricosa* als Mutter scheinen bis zu 4 Chromosomenpaare vorkommen zu können. Auch habe ich hier öfters Längsspaltung einiger Univalenten in der heterotypen Teilung beobachtet. Ziemlich häufig bleiben schon in der ersten Teilung Chromosomen im Plasma zurück, aus denen sich Mikronuclei bilden.

Aegilops ventricosa scheint demnach *Triticum villosum* näher zu stehen als *Aegilops ovata*, wenn man nicht Außeneinflüsse als Ursache für die Paarung einiger Chromosomen annehmen will.

Bemerkenswert ist ein Bastard zwischen zwei *Aegilops*arten, *Aegilops ovata* \times *Aegilops caudata* L. ($x=7$), bei dem sich nicht alle Chromosomen paaren. In der Metaphase der heterotypen Teilung sammelt sich die Mehrzahl der Chromosomen als Bivalente in einer Äquatorialplatte, während ich in diesem Stadium bis zu 7 Univalente über den Kernraum zerstreut gesehen habe. Wieviel Chromosomenpaare vorhanden sind, konnte ich nicht genau ermitteln, die beobachteten Zahlen schwanken zwischen 7 und 10 Gemini. Wenn die Partner der Gemini schon an den Polen angelangt sind, sammeln sich die Univalenten im Äquator und teilen sich längs; die Univalenten können aber auch ohne Längsspaltung in die Kerne einbezogen werden. Zurückgebliebene Chromosomen wurden nicht gefunden. Die Tetraden sind normal vierzellig. Der Bastard ist steril.

Eine zweite *Aegilops*-Art, die in letzter Zeit öfters als eine der Stammformen für die Dinkel Weizen in Betracht gezogen wurde, ist *Aegilops cylindrica* Host mit 14 Chromosomen haploid.

Ein tetraploider Bastard zwischen *Aegilops cylindrica* und *Triticum durum* konnte auch untersucht werden. Geminibildung scheint nicht vor-

zukommen, doch sammeln sich fast alle Univalenten in der heterotypen Metaphase in einer Äquatorialplatte und verteilen sich dann ungleichzeitig ohne Längsteilung auf 2 Pole. Längsspaltung der Chromosomen wird in der zweiten Teilung vollzogen, die einen ganz normalen Eindruck macht. Anscheinend werden nur Tetraden mit 4 Zellen gebildet, die aber manchmal bis zu 3 Mikronuclei besitzen.

Bei dem sterilen pentaploiden Bastard *Aegilops cylindrica* \times *Triticum Spelta* paaren sich 14 Chromosomen zu 7 Gemini. Die Gemini und auch fast alle restlichen Univalenten sammeln sich in der Äquatorialplatte. Die Längsspaltung aller Chromosomen tritt erst in der homoiotypen Teilung ein. Die ganze Reduktionsteilung macht einen sehr regelmäßigen Eindruck. Auch ist die Verteilung der Chromosomen auf die 4 Enkelkerne ziemlich gleichmäßig; nur ganz selten bleiben Chromosomen im Plasma zurück.

Nach meinen Beobachtungen scheinen die Chromosomen von *Aegilops cylindrica* größere Affinität zu den Dinkel-Chromosomen zu besitzen als die von *Aegilops ovata*.

Zum Schlusse möchte ich nur noch ganz kurz die Chromosomenzahlen eines sterilen Rübenbastardes, *Beta vulgaris* \times *Beta trigyna*, anführen. Für *B. vulgaris* stellte ich die schon öfters ermittelte Chromosomenzahl 9 fest, für *B. trigyna* die haploide Zahl 27. Bei dem Bastard scheinen 9 bivalente und 18 univalente Chromosomen gebildet zu werden. Die Pflanze brachte bisher keine Nachkommenschaft. Schon die Entwicklung der Geschlechtsorgane ist sehr kümmerlich.

Meine zytologischen Befunde an *Beta trigyna* ($x = 27$) stützen auch die von Vilmorin in seiner Monographie über die Rübe vertretene Ansicht, daß *B. trigyna* als eigene Art, nicht, wie Proskowetz meint, als verwilderte Varietät von *B. vulgaris* aufzufassen ist.

Präparate der Bastarde wurden im Demonstrationsraum gezeigt.

Einiges über Erbllichkeit
und Umweltbedingtheit des Geburtsgewichtes
und der zeitlichen
postfetalen Organentwicklung; sowie über
die Beziehungen zwischen beiden
(Nach Versuchen mit *Mus musc. alb.*)¹⁾

Agnes Bluhm

Kaiser Wilhelm-Institut für Biologie, Berlin-Dahlem

Gelegentlich eines Versuches über die Einwirkung des elterlichen Alkoholismus auf die Nachkommenschaft fielen mir bestimmte, anscheinend gesetzmäßige Beziehungen zwischen dem Geburtsgewicht und dem Zeitpunkt der Entwicklung einiger Organe auf, über die ich heute berichten möchte.

Die Hausmaus wird mit nach vorn umgeschlagener, mit der Schläfen- und Wangenhaut fest verwachsener Ohrmuschel geboren. Die Verwachsung löst sich durchschnittlich im Laufe des vierten Lebenstages, so daß am Morgen des fünften Tages die Muschel senkrecht zur seitlichen Gesichtsfläche steht. Bei unterdurchschnittlichem Geburtsgewicht findet die Lösung häufig später, bei überdurchschnittlichem häufig früher statt. Tabelle I stellt die diesbezüglichen Verhältnisse bei 3017 Männchen dar. Ein Vergleich der letzten Kolonne rechts mit der ersten links zeigt, daß (mit unwesentlicher Ausnahme) mit dem Sinken des mittleren Geburtsgewichtes die Zahl der Lebenstage steigt, an denen die Entfaltung vollendet ist. Umgekehrt lehrt ein Vergleich der untersten horizontalen Reihe mit der obersten, daß mit abnehmender, zur Entfaltung benötigter Zeit das Geburtsgewicht zunimmt. Der Korrelationskoeffizient (r) ist $-0,46 \pm 0,014$. Tabelle II gibt das gleiche Bild für 3041 Weibchen ($r = -0,44 \pm 0,014$).

¹⁾ Erscheint erweitert u. d. Titel „Die Bedeutung des Geburtsgewichtes f. d. körperl. Entwicklung des Individuums“ im Arch. f. Hygiene.

Der Zahndurchbruch vollzieht sich bei der Hausmaus in der Weise, daß zunächst und zumeist im Laufe des 11. bzw. 12. Lebenstages die unteren und tags darauf die oberen Nagezähne durchbrechen. Nicht selten immerhin erfolgt der Durchbruch beider am gleichen Tag. Aus Tabelle III geht hervor, daß sich bei 2214 M. der Durchbruch durchschnittlich im Laufe des 12. Lebenstages vollendet, daß er aber um so früher beendet ist, je höher das Geburtsgewicht war. $r = -0,57 \pm 0,014$. Für 2309 Weibchen lauten (Tabelle IV) die betreffenden Daten 13. Lebenstag; $r = -0,52 \pm 0,015$.

Die Hausmaus wird mit geschlossenen Augenlidern geboren. Bei den nackten Neugeborenen gleicht die künftige Lidspalte einem ganz feinen und kurzen, d. h. sich nicht über die ganze Breite des Augapfels erstreckenden, Fingernagelritz in Wachs. Erst am 6. bis 7. Lebenstage zeigt die Albinomaus einen weißlichen Haarschimmer. Durchschnittlich am Morgen des 9. Lebenstages tritt die Lidspalte, die sich allmählich entwickelt, als bräunlich-roter Streifen zwischen den weißbehaarten Lidern hervor. Der obere und untere Lidsaum trägt zarte weiße Wimpern. Ich habe dieses Stadium als „Lidspalte deutlich“ bezeichnet. Es kennzeichnet nicht nur den Entwicklungsgrad der Lidspalte selbst, sondern auch denjenigen des Haarkleides, dessen Zustand ein guter Maßstab für Konstitution und Allgemeinbefinden der Maus ist. Tabelle V und VI stellen die Beziehungen zwischen dem Geburtsgewicht und dem Zeitpunkt des Deutlichseins der Lidspalte bei Männchen und Weibchen dar. Das Bild ist ganz das gleiche wie bei der Ohrmuschelentfaltung und dem Zahndurchbruch: je höher das Gewicht der Neugeborenen, desto früher wird die Lidspalte deutlich. (2332 M. $r = -0,61 \pm 0,012$, 2335 W. $r = -0,57 \pm 0,013$.)

Geöffnet werden die Augen erst spät, nämlich durchschnittlich im Laufe des 15. Lebenstages. Ich habe aus guten Gründen zur Feststellung etwaiger Korrelation nicht den Tag des erstmaligen Öffnens, sondern denjenigen des erstmaligen Offenhaltens gewählt. Tabelle VII und VIII zeigen wiederum die gleichen Beziehungen: Mit abnehmendem Geburtsgewicht nimmt bei Männchen und Weibchen die Zahl der Tage zu, die bis zum ersten Offenhalten der Augen verstreicht. (2115 M. $r = -0,45 \pm 0,017$, 2160 W. $r = -0,41 \pm 0,017$.) Die Korrelation ist hier nicht ganz so groß beim Zahndurchbruch und Deutlichsein der Lidspalte, aber immerhin noch auffallend hoch, wenn man bedenkt, daß sich in einem Zeitraum von 15 Lebenstagen reichlich Gelegenheit für modifizierende postfetale Einflüsse bietet. Die nicht seltene Augenent-

Tabelle I

Tag der voll- endeten Ohren- muschel- entfaltung	Geburtsgewicht und Ohrmuschelentfaltung. M.																Sum- me	Mittleres Geburts- gewicht in g
	0.70	0.80	0.90	1.00	1.10	1.20	1.30	1.40	1.50	1.60	1.70	1.80	1.90	2.00				
2	2	2	1.65	
3	1	7	3	10	19	13	15	8	5	.	1	82	1.51	
4	.	.	4	20	64	109	135	138	101	44	16	14	4	.	.	649	1.30	
5	2	14	64	194	336	365	337	214	77	42	17	8	7	1	.	1678	1.17	
6	.	15	60	109	139	104	62	27	4	520	1.16	
7	.	8	15	12	18	12	8	3	76	1.01	
8	.	.	1	.	2	3	1	2	9	1.15	
9	.	1	1	0.75	
Summe	2	38	144	335	560	600	546	394	201	99	50	30	16	1	1	3017	1.20	
Zeitpunkt der vollendeten Entfaltung ¹⁾	4.50	5.42	5.11	4.83	4.66	4.52	4.39	4.19	3.85	3.78	3.46	3.50	3.62	4.50	2.50	4.43	$r = -0.462$ ± 0.014	

¹⁾ Die ganzen Zahlen geben den Lebenstag an, an welchem die Entfaltung sich vollzieht, die Brüche den Teil des Tages der bis zur vollendeten Entfaltung verfließt.

²⁾ Der Korrelations-Koeffizient ist nach Gewichtsklassen von 0,05 g berechnet worden. Die Projektion der Tafeln machte die Wahl größerer Klassenspielräume notwendig.

Tabelle II

Tag der vollendeten Ohrmuschel- entfaltung	Geburtsgewicht und Ohrmuschelentfaltung. W. (Gewicht in g)																Sum- me	Mittleres Geburts- gewicht in g
	0.70	0.80	0.90	1.00	1.10	1.20	1.30	1.40	1.50	1.60	1.70	1.80	1.90	2.00				
2
3	2	5	7	16	18	11	4	6	1	1	.	.	71	1.29
4	.	.	3	27	82	117	122	100	56	36	12	6	4	.	.	.	565	1.25
5	1	23	72	237	404	405	300	140	73	34	14	1	1704	1.13
6	2	33	66	132	182	106	54	17	8	2	602	1.03
7	.	10	24	29	20	6	1	2	3	1	96	0.97
8	.	.	.	1	1	2	1.20
9	1	1	1.15
Summe	3	66	165	426	690	640	484	275	159	84	30	13	5	1	.	.	3041	1.13
Zeitpunkt der vollendeten Entfaltung }	5.18	5.30	5.17	4.88	4.69	4.49	4.43	4.09	3.97	3.84	4.30	3.11	3.30	2.50	.	.	4.51	$r = -0.44$ ± 0.014

Tabelle III

Tag des vollenden Durch- bruches	Geburtsgewicht und Nagezahndurchbruch. M. (Gewicht in g)																Sum- me	Mittleres Geburts- gewicht	
	0.60	0.70	0.80	0.90	1.00	1.10	1.20	1.30	1.40	1.50	1.60	1.70	1.80	1.90	2.00				
8
9	1	1	.	.	2	1.80	
10	3	6	2	1	1	2	.	.	.	15	1.43	
11	.	.	1	.	1	4	6	13	17	14	18	7	5	.	1	.	87	1.50	
12	.	.	.	18	46	91	142	106	84	33	8	3	2	.	.	.	533	1.28	
13	.	2	33	79	217	231	199	119	32	20	2	2	936	1.16	
14	.	14	48	79	123	117	54	26	1	2	464	1.07	
15	.	2	7	22	47	29	27	9	3	146	1.00	
16	.	1	3	4	7	5	4	1	1	26	0.97	
17	.	.	.	1	2	3	0.91	
18	.	.	.	1	1	1	2	0.95	
u. m.	
Summe	3	26	110	232	422	474	414	274	136	70	29	15	8	.	1	2214	1.17		
Mittlere Durch- bruches- zeit	14.83	13.92	13.50	13.29	12.62	12.67	12.33	12.08	11.59	11.61	10.87	10.70	10.50	.	10.50	12.50	r = - 0.58 ± 0.014		

Tabelle IV

Tag des vollen- deten Durch- bruches	Geburtsgewicht und Nagezahndurchbruch. W. (Gewicht in g)																Sum- me	Mittleres Geburts- gewicht	
	0.60	0.70	0.80	0.90	1.00	1.10	1.20	1.30	1.40	1.50	1.60	1.70	1.80	1.90	2.00				
8	4	1.60
9	3	.	1	.	.	.	7	1.53	
10	1	.	.	.	1	1	4	82	1.39	
11	8	6	7	20	20	17	2	1	1	.	.	573	1.24	
12	.	.	.	4	19	79	128	152	94	57	26	10	2	2	.	.	981	1.10	
13	.	.	14	44	138	280	235	163	66	32	4	5	497	1.04	
14	.	1	18	50	109	153	107	41	10	5	3	121	0.98	
15	.	.	13	30	36	20	14	9	2	2	1	31	1.01	
16	.	.	2	5	10	5	6	2	.	1	7	0.82.	
17	.	.	2	5	
18	
Summe	.	1	49	138	312	545	497	374	192	118	55	21	4	3	.	.	2309	1.12	
Mittlere Durch- bruches- zeit	13.50	13.68	13.52	13.11	12.70	12.33	11.96	11.87	11.75	11.40	11.26	10.50	11.16	.	.	.	13.75	$r = -0.52$ ± 0.015	

Tabelle V

Tag des Deutlich- seins	Geburtsgewicht und Deutlichkeit der Lidspalte. M. (Gewicht in g)																Sum- me	Mittleres (geburts- gewicht
	0.60	0.70	0.80	0.90	1.00	1.10	1.20	1.30	1.40	1.50	1.60	1.70	1.80	1.90	2.00			
4	1	2.05
5	36	1.52
6	1	5	1	2	7	6	4	5	5	.	.	.	186	1.38
7	2	16	14	31	33	42	22	15	7	3	.	1	894	1.25
8	.	.	.	5	33	109	187	255	179	75	40	8	3	2	.	.	768	1.25
9	.	.	2	31	106	226	222	120	49	13	6	3	341	1.02
10	.	.	9	55	97	96	58	18	13	.	1	85	0.95
11	.	1	12	7	26	20	5	2	2	11	0.94
12	.	1	1	2	4	.	3	4	0.75
13	.	.	4
Summe	.	2	28	110	268	458	494	427	276	137	75	30	15	10	.	2	2332	1.21
Mittlere Zeit des Deut- lichseins	.	11.00	10.71	9.32	8.92	8.70	8.19	7.77	7.71	7.33	7.15	6.83	6.03	5.70	.	5.50	8.19	$r = -0.61$ ± 0.013

Tabelle VI

Tag des Deutlich- seins	Geburtsgewicht und Deutlichkeit der Lidspalte. W. (Gewicht in g)																			Sum- me	Mittleres Geburts- gewicht
	0.60	0.70	0.80	0.90	1.00	1.10	1.20	1.30	1.40	1.50	1.60	1.70	1.80	1.90	2.00						
4
5
6	1	2	3	8	11	2	3	1	1	32	1.42	.
7	3	19	20	25	42	34	25	9	2	1	180	1.34	.
8	.	.	1	10	50	157	198	219	115	58	20	8	1	2	.	.	2	.	840	1.20	.
9	.	.	7	43	124	256	225	105	30	13	6	1	810	1.09	.
10	.	1	26	53	103	109	41	15	2	4	1	355	0.99	.
11	.	.	10	16	33	14	12	2	87	0.95	.
12	.	.	4	8	9	3	2	1	27	0.92	.
13	.	.	1	2	1	4	0.85	.
Summe	.	1	49	132	323	559	500	370	197	120	54	21	4	4	.	.	1	2335	1.13		
Mittlere Zeit des Deut- lichseins	.	9.50	11.29	9.31	8.94	8.40	8.15	7.80	7.37	7.20	7.11	6.92	6.50	6.75	.	.	7.50	9.09	r =	0.57	± 0.014

Tabelle VII

Tag des erst- maligen Offen- haltens	Geburtsgewicht und Augenöffnung. M. (Gewicht in g)																Sum- me	Mittleres Geburts- gewicht
	0.60	0.70	0.80	0.90	1.00	1.10	1.20	1.30	1.40	1.50	1.60	1.70	1.80	1.90	2.00			
11
12	1	1	1.65
13	1	1	1	1	.	1	5	1.77
14	1	3	9	16	26	30	22	12	7	2	.	1	129	1.43
15	.	.	.	6	23	48	87	134	94	60	21	9	4	2	.	.	488	1.26
16	.	.	5	20	75	156	211	148	78	37	15	4	.	2	.	.	751	1.15
17	.	.	10	35	62	106	79	70	38	10	3	1	414	1.40
18	.	.	4	22	41	48	36	23	8	2	3	187	1.06
19	.	.	4	7	13	16	12	10	3	.	1	66	1.06
20	.	2	2	10	16	15	14	9	6	74	1.05
u. m.
Summe	.	2	25	100	231	392	448	410	253	139	66	28	12	7	.	2	2115	1.16
Mittlere Off- nungs- zeit	.	19.50	17.02	16.84	16.46	15.82	15.80	15.54	15.22	14.73	14.65	14.10	13.75	14.21	.	13.00	15.16	$r = -0.45$ ± 0.017

Tabelle VIII

Tag des erst- maligen Offen- haltens	Geburtsgewicht und Augenöffnung. W. (Gewicht in g)																Sum- me	Mittleres Geburts- gewicht
	0.60	0.70	0.80	0.90	1.00	1.10	1.20	1.30	1.40	1.50	1.60	1.70	1.80	1.90	2.00			
12	
13	1	1	1	1	.	.	.	4	1.50	
14	1	6	18	23	27	26	13	6	2	.	.	124	1.35	
15	.	.	.	7	14	68	100	113	62	42	21	6	1	1	.	435	1.23	
16	.	.	8	32	103	212	174	111	68	30	9	6	.	1	.	754	1.13	
17	.	.	18	38	102	130	87	54	23	7	5	1	.	.	.	465	1.07	
18	.	.	11	22	51	62	51	28	3	2	230	1.05	
19	.	.	3	10	13	17	14	13	2	.	2	74	1.06	
20	.	1	7	14	12	18	15	2	1	1	2	.	1	.	.	74	1.02	
.	
Summe	.	1	47	123	296	513	459	344	187	109	53	20	4	4	.	2160	1.13	
Mittlere Öff- nungs- zeit	.	19.50	17.13	16.64	16.42	16.07	15.83	15.49	15.05	14.74	14.71	14.50	15.25	14.25	.	15.82	$r = -0.41$ ± 0.017	

Nach Galton

Tabelle IX

Länge der mid- parents in Zoll	Länge der erwachsenen Kinder.															Gesamt- zahl der erwach- senen Kinder	Zahl der Eltern- paare	Kinder- mittel
	unter	62.2	63.2	64.2	65.2	66.2	67.2	68.2	69.2	70.2	71.2	72.2	73.2	über				
über 72.5	1	3	.	4	5	.	
72.5	1	2	1	2	7	2	4	19	6	72.2	
71.5	1	3	4	3	5	10	4	9	2	2	43	11	69.9	
70.5	1	.	1	.	1	1	3	12	18	14	7	4	3	3	68	22	69.5	
69.5	.	.	1	16	4	17	27	20	33	25	20	11	4	5	183	41	68.9	
68.5	1	.	7	11	16	25	31	34	48	21	18	4	3	.	219	49	68.2	
67.5	.	3	5	14	15	36	38	28	38	19	11	4	.	.	211	33	67.6	
66.5	.	3	3	5	2	17	17	14	13	4	78	20	67.2	
65.5	1	.	9	5	7	11	11	7	7	5	2	1	.	.	66	12	66.7	
64.5	1	1	4	4	1	5	5	.	2	23	5	65.8	
unter .	1	.	2	4	1	2	2	1	1	14	1	.	
Summe	5	7	32	59	48	117	138	120	167	99	64	41	17	14	928	205	.	
Eltern- mittel	.	.	66.3	67.8	67.9	67.7	67.9	68.3	68.5	69.0	69.0	70.0	

Tabelle X

Zahl der Elternpaare		Mittleres Geburtsgewicht d. Eltern (♀♀ in ♂♂ umgerechn.)		Geburtsgewicht der Kinder. (in g)																Zahl der Kinder		Kindermittel	
				(♀♀ in ♂♂ umgerechnet)																			
				0.70	0.80	0.90	1.00	1.10	1.20	1.30	1.40	1.50	1.60	1.70	1.80	1.90							
9	0.80	14	5	2	1	66	1.07			
18	0.90	.	.	3	15	25	47	42	9	7	1	1	152	1.22				
55	1.00	.	1	10	13	20	47	42	9	7	1	1	2	432	1.12				
96	1.10	.	3	22	59	109	103	84	31	15	5	1	783	1.16				
83	1.20	.	11	40	97	157	175	131	98	43	18	7	5	1	.	.	.	733	1.17				
50	1.30	.	12	28	66	144	161	149	101	49	15	5	2	1	.	.	.	408	1.18				
27	1.40	.	2	23	65	70	74	57	45	36	20	13	2	1	.	.	.	229	1.16				
6	1.50	.	8	10	22	59	32	36	25	22	10	3	2	47	1.18				
5	1.60	.	.	9	5	4	5	9	6	4	2	1	1	1	.	.	.	35	1.20				
1	1.70	.	.	.	8	2	6	6	10	4	14	0.97				
	1.80	.	1	4	4	1	3	1			
350	Zahl der Kinder	.	38	149	354	591	620	520	327	181	72	32	12	4	.	.	.	2900	1.16				
Elternmittel	.	1.25	1.22	1.21	1.19	1.18	1.20	1.23	1.25	1.26	1.27	1.28	1.32	1.20	+ 0.08 0.018				

zündung (teils *sui generis*, teils als Begleiterscheinung der sehr häufigen Darmkatarrhe) verzögert zweifellos das Offenhalten der Augen. Sie tritt aber, wie indirekt aus beiden Tabellen hervorgeht, bei Tieren mit niederem Geburtsgewicht häufiger auf, als bei solchen mit hohem.

Wie ist nun das Zustandekommen der geschilderten Korrelationen zu erklären? Es liegt nahe, an ein Trugbild zu denken, vorgetäuscht durch Schwankungen der Trächtigkeitsdauer, wie sie ja von vielen Säugetieren bekannt sind. Es könnte sich einerseits um Frühgeburten, anderseits um überreife Tiere handeln. Erstere wären bei der Geburt jünger als die Norm, letztere älter; und ihre Organe entwickelten sich demgemäß später, bzw. früher als bei jener. Für einen Bruchteil der Fälle mag diese Erklärung zutreffen; für die Gesamtheit reicht sie nicht aus; denn wir begegnen den erwähnten Korrelationen auch innerhalb der einzelnen Würfe. Sie treten überhaupt, d. h. sich nur auf ein oder auf mehrere oder sämtliche 4 Merkmale erstreckend, in rund 63 % der Würfe auf, und betragen im einzelnen Wurf gelegentlich — 1; sie sind aber im Durchschnitt der einzelnen Würfe (auf die Gesamtzahl der Individuen bezogen) kleiner als bei der auf den Tabellen dargestellten Gesamtheit, und bewegen sich bei den 4 Gruppen zwischen — 0,13 und — 0,23. Über den Zufall sind sie erhaben. Man könnte vielleicht einwenden, daß auch innerhalb des einzelnen Wurfs infolge ungleichzeitiger Befruchtung der bei einer Ovulation gelösten Eier die einzelnen Individuen nicht gleich alt wären und dementsprechend ihre Organe nicht zum gleichen Zeitpunkt entwickelten. Theoretisch ist eine solche Möglichkeit nicht zu bestreiten. Die Annahme erscheint mir in den vorliegenden Fällen indessen höchst unwahrscheinlich, schon wegen des gleichzeitigen Vorkommens stark unter- und stark übergewichtiger Tiere in ein und demselben Wurf. Zu früh geborene und übertragene Individuen im gleichen Wurf sind schwer vorstellbar.

Wir müssen demnach annehmen, daß die in unserem Material zutage tretende Abhängigkeit der zeitlichen Organentwicklung vom Geburtsgewicht nicht nur vorgetäuscht ist, sondern tatsächlich besteht. Was für Schlußfolgerungen ergeben sich daraus?

Es ist namentlich von Lenz wiederholt darauf hingewiesen worden, daß der Korrelationskoeffizient kein exakter Gradmesser für die Stärke der Vererbung ist. Aber auch Lenz anerkennt, daß die Korrelationen sehr wertvolle Schlüsse auf völlig oder teilweise gemeinsame Erbfaktoren der beiden korrelierten Merkmale zulassen, auch dort, wo sie der Ausdruck äußerer Beeinflussung sind. Letzteres ist nun bei unseren

Korrelationen der Fall. Das Geburtsgewicht ist ebenso wie die endgültige Körperlänge abhängig vom Wachstumstempo. Während aber bei letzterer, wie aus der berühmten Galtonschen Untersuchung hervorgeht, die Erblichkeit den Ausschlag gibt, ist bei letzterem, wenn ich so sagen darf, Umwelt dominant über Erbanlage, d. h. die intrauterinen Einflüsse entscheiden über das Wachstumstempo des Embryo und damit über das Gewicht der Neugeborenen. Dafür spricht 1. die schon vor Jahrzehnten von Schatz und anderen Gynaekologen und neuerdings von v. Verschuer festgestellte Tatsache, daß eineiige, also erbgleiche, Zwillinge größere Unterschiede im Geburtsgewicht zeigen als die heterogametischen zweieiigen; 2. der Umstand, daß mit der Wurfgröße das Geburtsgewicht der einzelnen Wurfgeschwister abzunehmen pflegt, und daß Einlinge und Zwillinge bei pluriparen Tieren gelegentlich extrem hohe Gewichte zeigen (bei der Albinomaus bis über 2 g); 3. der große Unterschied im Durchschnittsgewicht der einzelnen Würfe ein und desselben Elternpaares; 4. ein Vergleich der elterlichen und kindlichen Geburtsgewichte. Während die Galton entnommene Tabelle IX eine sehr deutliche Korrelation zwischen der Körperlänge von Eltern und Kindern zeigt, ist auf Tabelle X, welche die Geburtsgewichte von 2900 Mäusen mit denjenigen ihrer 350 Elternpaare vergleicht (wobei wie bei Galton die Weibchen in Männchen ungerechnet sind), schon aus der Verteilung der Zahlen zu erkennen, daß hier von Erblichkeit kaum die Rede ist. Ein Vergleich der mittleren Geburtsgewichte der Kinder (letzte Kolonne rechts) mit demjenigen der Eltern (2. Kolonne von links) bestätigt diese Erkenntnis.¹⁾ Auch die schon erwähnten großen Gewichtsunterschiede zwischen Wurfgeschwistern des gleichen Geschlechtes (fast bis zu 0,6 g) sowie das bunte Bild, das die Wurfgeschwister trotz der sich über viele Generationen erstreckenden Inzucht bezüglich des Geburtsgewichtes zeigen, spricht, für dessen Umweltbedingtheit. Es handelt sich dabei offenbar um Verschiedenheiten der Eiimplantation und Plazentabildung, die einerseits ungenügende, anderseits überreiche Blutzufuhr im Gefolge haben. Physiologisch gesprochen heißt das: die verzögerte oder beschleunigte Zufuhr von Rohmaterial verzögert oder beschleunigt das Intätigkeittreten der Gene, welche, mit Goldschmidt zu reden, die Stoffe der definitiven Gestal-

¹⁾ In der ausführlichen Darstellung wird (was korrekter ist) das Geburtsgewicht der Eltern mit demjenigen der zur Fortpflanzung gelangten Kinder verglichen.

tung katalysieren. Wäre die Korrelation in unseren Fällen — I, d. h. vollständig, so könnte man annehmen, daß es keines besonderen Determinationsmechanismus bedürfte, der die zeitliche Entwicklung der Organe reguliert, sondern daß die Zufuhr bestimmter Baustoffe in bestimmter Quantität die entsprechende Genfunktion auslöste. Da unsere Korrelationen, wenn auch sehr deutlich, immerhin fern von Vollständigkeit sind, so müssen wir auf besondere Determinationsfaktoren schließen, die aber in ihrer Funktion stark durch die intrauterine Umwelt modifiziert werden können. Geburtsgewicht und zeitliche Determination der Organentwicklung werden durch die gleichen Außeneinflüsse modifiziert, ersteres aber in höherem Maße als letztere, weil für dasselbe fast ausschließlich das Wachstumstempo in Betracht kommt, während bei letzterer noch andere Abhängigkeiten bestehen.

Das sind m. E. die sich aus den Beobachtungen ergebenden erbbiologischen Folgerungen. Die individual- und sozialhygienischen Konsequenzen werde ich an anderer Stelle ziehen.

Influence probable de l'Etat hétérozygote sur la Productivité du Blé tendre

(Essais préliminaires)

F. Bœuf

Chef du Service botanique de Tunisie, Ariana
Avec la collaboration de J. Lenoble, Assistant

Intérêt de la question.

L'amélioration des blés cultivés, qu'elle soit poursuivie par l'isolement et la sélection des types naturels (culture généalogique) ou par le croisement de ces types entre eux pour obtenir des formes nouvelles réunissant un ensemble plus complet de qualités économiques, aboutit toujours à la culture de lignées pures.

Une fois obtenues, ces dernières se conservent identiques à elles-mêmes s'il ne survient aucune fécondation croisée illégitime, et sauf quelques rares mutations.

La généralisation des cultures pures de végétaux constitue certainement l'un des plus grands progrès agricoles du début de ce siècle.

Cette méthode ne présente-t-elle que des avantages par rapport à celle, autrefois pratiquée, qui comportait des cultures mélangées?

Une lignée vraiment pure, c'est-à-dire homozygote, constituée par un seul génotype ne peut se modifier par interfécondation entre les individus qui la composent.

Dans un mélange de races (ou sortes) les croisements peuvent se produire spontanément entre des individus différents et donner des homozygotes nouveaux et des hétérozygotes. De nombreuses observations ont montré que, chez les blés, cependant soumis à l'autofécondation naturelle, les cas de fécondation croisée sont moins exceptionnels qu'on ne le supposait autrefois surtout sous les climats chauds et secs.

Or l'état hétérozygote s'accompagne généralement d'un développement plus considérable et d'une plus grande fertilité des plantes. Tous les hybrideurs ont en effet constaté:

que les produits de la première génération (F_1) d'un croisement sont remarquables par leur vigueur et leur productivité (nous laissons de côté les hybrides d'espèces, à fertilité souvent réduite ou nulle);

que les lignées hétérozygotes, issues d'un croisement, sont, à la deuxième génération, généralement plus vigoureuses que les lignées homozygotes.

Il y a donc lieu de se demander si les lignées homozygotes présentent bien le maximum de qualités que nous puissions réaliser et s'il ne serait pas possible d'obtenir un rendement plus élevé en croisant entre elles des lignées très voisines, assez semblables morphologiquement, pour que les produits de leur croisement ne donnent lieu à aucune disjonction visible de caractères. On obtiendrait, par ce moyen, une population d'aspect homogène, bien que formée de génotypes différents, d'individus homozygotes et d'individus hétérozygotes.

Matériel utilisé.

Pour étudier ce problème, il faut disposer:

d'une lignée pure de blé, pour laquelle la fécondation artificielle ne met en présence que des individus appartenant à un seul génotype, et qui sert de témoin;

d'un mélange de lignées assez semblables pour que l'ensemble présente une uniformité d'aspect comparable à celle d'une culture pure.

Faute de pouvoir faire l'essai sur une seule variété de blé, aucune de celles que nous cultivons ne pouvant nous fournir avec sûreté les deux éléments de comparaison ci-dessus, nous avons utilisé deux blés tendres à épi mutique, à glumes blanches et glabres, à grain blanc (variété botanique *albidum* Al), tous deux d'origine australienne et bien acclimatés en Tunisie en raison de leur précocité:

une lignée pure, la Richelle Hâtive no. 110, obtenue par nous d'une sélection d'impuretés dans un blé australien, en grande culture depuis une quinzaine d'années, et reprise en culture pédigrée bien surveillée depuis 1921;

un mélange probable de génotypes, très voisins les uns des autres, le blé Florence, obtention de Farrer, et qui résulterait des croisements suivants:

White Naples \times Improved Fife

 |
Anonyme \times White Naples

 |
Anonyme

Improved Fife \times Eden

 |
Anonyme

\times
 |
Florence

L'échantillon reçu en 1919 donna une descendance absolument homogène qui, après cinq années d'observations, fut livrée à la grande culture sans avoir été l'objet de culture pédigrée.

Ce qui nous fit penser que ce blé pouvait être constitué par plusieurs génotypes fut l'apparition, très exceptionnelle, de pieds plus vigoureux à épis plus longs, présentant toutefois les mêmes caractères morphologiques que les pieds normaux.

Cultures comparatives.

En 1921—1922, les grains d'un pied normal furent semés et présentèrent des épis normaux; un certain nombre de fleurs furent fécondées par du pollen provenant d'épis également normaux, recueillis dans la culture ordinaire. Les grains ainsi obtenus, donnèrent en 1925—1926 une F_1 très homogène présentant de grands épis analogues à ceux que l'on rencontrait exceptionnellement dans la grande culture. Le fait de cultiver ces pieds isolément pouvait toutefois faire invoquer l'action du milieu comme cause du plus grand développement des épis. Les F_1 furent semés séparément en 1926 et donnèrent en 1927 une F_2 présentant également de grands épis. L'étude statistique de ces épis fut faite pour 10 lignées. Il est à remarquer que cette année (1926—1927) la densité du semis était celle de la culture normale. Comparativement, dix lignées provenant de grains n'ayant subi aucune fécondation artificielle furent cultivées dans les mêmes conditions, au voisinage immédiat des premières.

Parallèlement, une expérience de même nature fut exécutée avec la Richelle hâtive lignée pure 110; on récolta et on analysa dix lignées provenant de fécondation artificielle et dix lignées résultant de l'autofécondation naturelle.

Etude biométrique des récoltes.

Les résultats concernant la longueur des épis, le nombre d'épillets, la densité des épis et le poids du grain contenu dans 100 épis sont consignés dans les tableaux suivants: (Voir les tables p. 472—480)

Interprétation des résultats.

La Richelle hâtive 110 que nous avons toutes raisons de considérer comme une lignée pure, formée d'un seul génotype, est très peu affectée par le mode de fécondation: longueur du rachis, nombre des épillets, densité de l'épi, poids du grain dans 100 épis restent à peu près invariables, conséquence de l'immutabilité d'une lignée pure.

Il est toutefois juste de dire que le coefficient de variabilité est légèrement atténué dans la récolte provenant de fécondations artificielles. Les différences sont réellement trop faibles pour que l'on puisse les considérer comme l'indication que l'autofécondation naturelle aboutirait peu à peu à l'étalement des courbes de fréquence des caractères fluctuants chez une lignée pure. Une observation analogue a bien été faite par M. Moreau et M^{lle} Dusseau¹⁾, mais nous pensons qu'il est nécessaire de réunir de nombreuses observations présentant toutes les garanties d'exactitude pour admettre cette sorte de "vieillessement" dû à l'autofécondation répétée, car il n'est pas possible actuellement d'en donner une explication physiologique.

Le "rajeunissement" par fécondations artificielles entre plantes provenant de la même souche ne s'accompagne pas, dans nos résultats, d'une augmentation de la productivité. Le poids de grain dans 100 épis a diminué de 2^{gr}2, ce qui est d'ailleurs insignifiant, ce résultat présentant une erreur probable de ± 5.29 indiquant qu'il a 8,5 chances contre 1 d'être dû au hasard.

Pour le Florence, que certains indices nous font considérer comme un mélange de génotypes différents, la fécondation croisée produit sur la descendance, à la deuxième génération, des effets très marqués.

La longueur du rachis est sérieusement augmentée, de 75m/m, à 91,9, soit de 22%;

le nombre des épillets par épi passe de 16,2 à 18,2, soit une augmentation de 12,3%;

la densité des épis diminue de 21,5 à 20, l'augmentation de vigueur déterminant l'allongement des épis par l'augmentation du nombre des épillets et par l'élongation des entre-nœuds du rachis;

le poids de grain contenu dans 100 épis est porté de 120^{gr},5 à 168^{gr},2 soit un accroissement de près de 30%. L'erreur probable de cette différence est de $\pm 4,62$. Le résultat valant dix fois son erreur probable, sa probabilité est presque absolue. Ce résultat provient à la fois de l'augmentation du nombre des épillets (pour 12,3%) de celle du nombre de grains par épillet et de celle du poids individuel des grains. Ces deux derniers facteurs de l'augmentation de la productivité n'ont pas fait l'objet de déterminations spéciales.

Une autre conséquence de l'interfécondation entre lignées de Florence est la diminution de l'homogénéité des récoltes. Les courbes

¹⁾ F. Moreau et A. Dusseau. — Les lignées pédigrées vieillissent-elles? Société Botanique de France, 1925, p. 163.

A. Blé tendre Richelle

1. Longueur

Lignées

a) Richelle issue de lignées

	45	50	55	60	65	70	75	80	85	90	95	
1	—	—	1	7	16	25	24	36	36	37	38	26
2	—	—	2	5	11	12	19	33	51	48	39	38
3	—	—	2	1	8	9	11	20	25	29	27	29
4	—	—	1	3	9	4	18	20	23	28	22	23
5	—	—	—	2	3	3	19	17	32	20	28	30
6	—	—	—	—	5	6	10	21	13	19	26	31
7	—	—	—	1	3	5	8	9	16	18	16	19
8	—	1	0	5	3	5	14	8	19	10	17	13
9	—	—	—	1	3	4	5	12	18	13	17	16
10	—	—	—	—	4	5	9	15	16	20	19	8
Totaux:	—	1	6	25	65	78	137	191	249	242	249	233

Pour l'ensemble des 10 lignées: ...

Lignées

b) Richelle issue de

	45	50	55	60	65	70	75	80	85	90	95	
1	—	—	—	4	4	6	14	18	32	30	36	26
2	—	—	—	—	3	5	9	15	21	25	28	33
3	—	—	—	—	3	4	8	13	8	14	15	17
4	—	—	—	—	2	3	9	13	16	16	18	19
5	—	—	—	—	1	4	6	10	16	24	22	26
6	—	—	1	2	0	7	6	8	5	12	19	9
7	—	—	—	2	3	10	15	16	27	26	24	30
8	—	—	—	2	2	1	11	13	18	14	16	11
9	—	—	—	1	1	1	1	13	13	16	20	13
10	—	—	—	—	2	7	14	11	12	31	21	32
Totaux:	—	—	1	11	21	48	93	130	168	208	219	216

Pour l'ensemble des 10 lignées: ...

hâtive (lignée pure 110)

du rachis

autofécondées naturellement

100	105	110	115	120	125	130	135	140	145	150	Totaux
<u> </u>	<u> </u>	<u> </u>	<u> </u>	<u> </u>	<u> </u>	<u> </u>	<u> </u>	<u> </u>	<u> </u>	<u> </u>	<u> </u>
29	10	10	4	1	—	—	—	—	—	—	300
16	13	5	3	1	4	0	1	—	—	—	301
28	23	14	11	7	1	0	2	—	—	—	247
23	8	15	6	3	2	1	2	—	—	—	210
21	18	14	14	5	4	1	1	—	—	—	231
25	21	21	22	10	8	2	1	—	—	—	244
21	14	13	10	4	3	2	3	—	—	—	165
28	19	19	8	6	3	0	1	—	—	—	179
14	26	15	14	13	4	7	0	—	—	—	182
21	27	25	18	12	6	5	1	—	—	—	213
<u>226</u>	<u>182</u>	<u>151</u>	<u>110</u>	<u>62</u>	<u>35</u>	<u>18</u>	<u>12</u>	<u>—</u>	<u>—</u>	<u>—</u>	<u>2272</u>

{ longueur moyenne $A = 93,30$
 { déviation standard $\sigma = \pm 16,56$
 { coefficient de variabilité $V = \pm 17,7\%$

fécondations artificielles

100	105	110	115	120	125	130	135	140	145	150	Totaux
<u> </u>	<u> </u>	<u> </u>	<u> </u>	<u> </u>	<u> </u>	<u> </u>	<u> </u>	<u> </u>	<u> </u>	<u> </u>	<u> </u>
16	17	11	8	4	1	—	—	—	—	—	227
18	25	12	9	4	1	—	—	—	—	—	207
16	18	15	12	4	3	0	2	—	—	—	152
16	11	15	15	4	2	—	—	—	—	—	159
24	18	17	14	7	7	1	1	—	—	—	198
13	12	11	12	9	5	1	—	—	—	—	132
35	27	10	12	7	3	2	—	—	—	—	249
20	20	27	18	13	8	2	3	1	1	—	202
14	16	22	20	9	7	1	1	—	—	—	191
10	27	18	6	6	6	1	0	1	—	—	213
<u>190</u>	<u>191</u>	<u>158</u>	<u>128</u>	<u>78</u>	<u>45</u>	<u>14</u>	<u>7</u>	<u>3</u>	<u>1</u>	<u>—</u>	<u>1930</u>

{ longueur moyenne $A = 96,8$
 { déviation standard $\sigma = \pm 16,04$
 { coefficient de variabilité $V = \pm 16,6\%$

2. Nombre d'épillets par épi.

a) Richelle issue de lignées autofécondées naturellement

Lignées	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	Totaux
1	—	7	9	36	49	47	72	51	21	5	2	1	—	—	300
2	—	1	4	7	27	43	82	68	43	17	4	—	—	—	301
3	—	2	2	5	14	25	42	62	68	32	3	1	—	—	247
4	—	—	3	7	17	34	54	50	27	13	4	1	—	—	210
5	—	—	—	11	13	28	47	61	37	22	9	3	—	—	231
6	—	—	1	4	18	20	48	54	46	33	15	5	—	—	244
7	—	2	2	4	12	10	21	32	43	22	14	2	1	—	165
8	—	—	5	2	16	21	24	34	31	36	9	1	—	—	179
9	—	4	3	4	18	32	26	27	30	28	6	4	—	—	182
10	—	4	2	10	16	23	25	33	36	37	21	6	—	—	213
Totaux:	—	20	31	90	200	283	442	472	377	245	87	24	1	—	2272

Pour l'ensemble des 10 lignées

$$\left\{ \begin{array}{l} \text{Nombre moyen } A = 19,3 \\ \text{Déviation standard } \sigma = \pm 1,94 \\ \text{coefficient de variabilité } v = \pm 10\% \end{array} \right.$$

b) Richelle issue de fécondations artificielles

Lignées	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	Totaux
1	—	—	5	13	21	32	66	56	23	10	1	0	—	—	227
2	—	2	1	1	15	19	50	56	40	21	2	—	—	—	207
3	—	—	3	6	7	14	24	37	37	20	4	—	—	—	152
4	—	1	2	4	13	24	29	28	31	21	5	1	—	—	159
5	—	—	—	7	10	21	34	48	48	19	8	3	—	—	198
6	1	3	1	6	8	14	11	15	33	23	14	2	1	—	132
7	—	—	5	7	10	34	54	54	55	24	6	—	—	—	249
8	—	1	3	9	10	37	21	47	40	21	8	2	1	2	202
9	—	—	1	5	15	19	33	25	41	30	19	3	—	—	191
10	—	—	—	13	12	20	59	54	36	16	3	—	—	—	213
Totaux:	1	7	21	71	121	234	381	420	384	205	70	11	2	2	1930

Pour l'ensemble des 10 lignées

$$\left\{ \begin{array}{l} \text{Nombre moyen } A = 19,50 \\ \text{Déviation standard } \sigma = \pm 1,79 \\ \text{Coefficient de variabilité } v = \pm 9,2\% \end{array} \right.$$

3. Densité des épis

a) Richelle issue de lignées autofécondées naturellement

Lignées	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	Totaux
1	—	—	3	17	32	54	60	45	31	27	17	11	2	0	0	0	1	—	300
2	—	—	5	10	19	31	55	59	54	22	10	19	8	4	3	1	0	1	301
3	—	4	4	19	23	36	36	48	28	14	15	11	7	2	—	—	—	—	247
4	—	1	9	13	13	33	44	36	18	20	10	5	5	2	1	—	—	—	210
5	—	—	2	20	33	44	33	42	26	17	6	5	2	0	1	—	—	—	231
6	—	1	8	28	48	53	33	25	18	15	10	3	2	—	—	—	—	—	244
7	—	—	4	19	30	21	20	32	13	12	8	5	0	1	—	—	—	—	165
8	—	—	3	15	34	30	34	22	9	12	8	7	2	1	0	1	1	—	179
9	—	1	14	37	46	30	20	13	11	4	1	5	—	—	—	—	—	—	182
10	—	—	10	34	44	42	31	19	14	9	6	4	—	—	—	—	—	—	213
Totaux:	—	7	62	212	322	374	366	341	222	152	91	75	28	10	5	2	2	1	2272

Pour l'ensemble des 10 lignées

$$\left\{ \begin{array}{l} \text{Densité moyenne } A = 21,2 \\ \text{Déviation standard } \sigma = \pm 2,38 \\ \text{Coefficient de variabilité } v = \pm 11,2\% \end{array} \right.$$

b) Richelle issue de fécondations artificielles

Lignées	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	Totaux
1	—	—	10	27	18	42	51	25	15	23	6	7	2	1	—	—	—	—	227
2	—	—	3	20	25	44	39	39	15	11	5	3	3	—	—	—	—	—	207
3	—	—	6	27	24	29	25	12	12	8	6	3	—	—	—	—	—	—	152
4	—	—	4	22	24	22	37	19	15	10	6	—	—	—	—	—	—	—	159
5	—	—	18	20	36	39	33	22	13	8	5	4	—	—	—	—	—	—	198
6	—	2	1	14	31	24	19	15	11	7	5	3	—	—	—	—	—	—	132
7	—	—	8	31	28	51	41	34	24	15	6	10	1	—	—	—	—	—	249
8	1	7	20	46	30	37	22	15	9	8	3	2	1	0	1	—	—	—	202
9	—	5	23	45	35	33	20	21	5	3	0	1	—	—	—	—	—	—	191
10	—	2	8	34	35	40	31	27	14	16	5	1	—	—	—	—	—	—	213
Totaux:	1	16	101	286	286	361	318	229	133	109	47	34	7	1	1	—	—	—	1930

Pour l'ensemble des 10 lignées

$$\left\{ \begin{array}{l} \text{Densité moyenne } A = 20,5 \\ \text{Déviation standard } \sigma = \pm 2,19 \\ \text{Coefficient de variabilité } v = \pm 10,7\% \end{array} \right.$$

4. Poids du grain de 100 épis

Lignées	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	Totaux
a) autofécondées gr.	142	148	156	161	172	173	177	180	183	215	1707 gr.
b) fécondées artificiellement gr.	149	149	159	164	170	171	174	177	181	191	1685 gr.

Moyenne des 10 lignées

$$\left\{ \begin{array}{l} \text{autofécondées} \dots\dots\dots 170,7 \pm 4,44 \\ \text{fécondées artificiellement} \dots\dots\dots 168,5 \pm 2,88 \end{array} \right.$$

Probabilité du résultat 1/8,5

B. Blé tendre

1. Longueur

a) Florence issu de pieds

Lignées	45	50	55	60	65	70	75	80	85	90	95
1	—	3	13	17	31	20	31	24	27	14	6
2	—	12	31	22	35	41	31	17	22	5	9
3	2	8	13	22	43	34	38	21	6	6	2
4	—	6	14	20	36	32	41	35	33	13	4
5	2	5	20	18	29	25	37	26	8	9	3
6	—	6	11	30	40	40	48	32	31	9	8
7	1	3	14	24	26	31	36	24	17	8	2
8	—	2	14	20	21	20	14	35	21	18	14
9	—	3	11	19	24	27	20	25	25	13	11
10	4	7	15	22	13	28	27	26	22	20	13
Totaux:	9	45	156	214	308	298	323	265	212	115	72

Pour l'ensemble des 10 lignées:

b) Florence issu de

Lignées	45	50	55	60	65	70	75	80	85	90	95
1	—	—	4	2	8	6	21	18	17	24	20
2	—	—	2	4	2	12	17	27	36	34	23
3	1	1	4	13	8	15	26	25	26	18	18
4	—	1	1	6	8	10	13	18	18	26	21
5	—	—	—	3	7	7	15	20	14	19	19
6	—	—	—	—	3	1	5	6	12	15	7
7	—	1	4	4	11	15	25	17	12	27	17
8	—	—	1	3	5	2	11	9	12	12	19
9	2	5	5	9	14	10	15	23	14	21	14
10	—	—	1	3	6	10	14	8	21	27	19
Totaux:	3	8	22	47	72	88	163	171	182	223	175

Pour l'ensemble des 10 lignées:

“Florence”

du rachis

autofécondés naturellement

100	105	110	115	120	125	130	135	140	145	150	Totaux
3	0	1	—	—	—	—	—	—	—	—	193
0	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	222
1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	196
2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	236
2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	183
2	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	257
2	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	192
7	4	—	—	—	—	—	—	—	—	—	190
7	0	2	0	1	—	—	—	—	—	—	188
3	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	201
29	7	3	0	1	—	—	—	—	—	—	2058

{ longueur moyenne $\Lambda = 75,22$
 déviation standard $\sigma = \pm 12,02$
 coefficient de variabilité $v = \pm 16\%$

fécondations artificielles

100	105	110	115	120	125	130	135	140	145	150	Totaux
9	8	4	5	2	—	—	—	—	—	—	148
24	7	8	1	—	—	—	—	—	—	—	197
13	12	10	6	2	3	—	—	—	—	—	199
11	9	7	5	4	1	0	1	—	—	—	160
17	15	6	11	3	0	1	—	—	—	—	157
13	17	11	8	6	3	3	0	3	1	—	114
18	11	8	4	5	3	0	1	—	—	—	184
17	13	11	11	3	2	1	—	—	—	—	132
24	13	11	14	7	6	4	2	0	1	—	214
12	12	6	11	7	1	2	0	0	1	—	161
158	117	82	76	39	19	11	4	3	3	—	1666

{ longueur moyenne $\Lambda = 91,9$
 déviation standard $\sigma = \pm 16,48$
 coefficient de variabilité $v = \pm 17,9\%$

2. Nombre d'épillets par épi.

a) Florence issu de pieds soumis à l'autofécondation naturelle

Lignées	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	Totaux
1	2	6	26	50	54	34	16	8	—	—	—	—	—	—	193
2	9	33	54	57	46	17	4	2	—	—	—	—	—	—	222
3	5	11	36	57	62	21	4	—	—	—	—	—	—	—	196
4	17	35	46	72	52	13	1	—	—	—	—	—	—	—	236
5	6	18	20	55	60	16	4	—	—	—	—	—	—	—	183
6	10	20	71	79	53	23	0	1	—	—	—	—	—	—	257
7	1	11	22	41	59	38	17	2	1	—	—	—	—	—	192
8	8	21	39	47	39	31	4	1	—	—	—	—	—	—	190
9	7	18	45	52	32	18	10	6	—	—	—	—	—	—	188
10	7	10	25	32	42	54	25	5	1	—	—	—	—	—	200
Totaux:	72	183	384	542	499	262	85	29	2	—	—	—	—	—	2058

Pour l'ensemble des 10 lignées

$$\left\{ \begin{array}{l} \text{nombre moyen } A = 16,2 \\ \text{déviati on standard } \sigma = \pm 1,48 \\ \text{coefficient de variabilité } v = \pm 9,1\% \end{array} \right.$$

b) Florence issu de fécondations artificielles

Lignées	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	Totaux
1	—	2	5	12	39	35	26	22	4	3	—	—	—	—	148
2	1	1	8	16	31	57	45	32	6	—	—	—	—	—	197
3	9	8	14	30	35	40	35	10	8	3	2	—	—	—	199
4	—	5	13	18	34	33	28	15	10	4	—	—	—	—	160
5	—	—	1	7	12	30	43	35	22	5	2	—	—	—	157
6	—	—	2	3	13	16	22	20	19	7	7	4	1	—	114
7	6	5	16	19	44	30	31	18	12	2	0	1	—	—	184
8	2	2	4	4	13	15	30	31	14	7	9	1	—	—	132
9	9	8	9	20	25	22	46	33	18	16	4	4	—	—	214
10	8	10	15	20	28	33	18	18	6	4	0	1	—	—	165
Totaux:	35	41	87	149	274	311	324	234	119	56	24	11	1	—	1666

Pour l'ensemble des 10 lignées

$$\left\{ \begin{array}{l} \text{nombre moyen } A = 18,2 \\ \text{déviati on standard } \sigma = \pm 2,10 \\ \text{coefficient de variabilité } v = \pm 11,5\% \end{array} \right.$$

3. Densité des épis

a) Florence issu de pieds soumis à l'autofécondation naturelle

Lignées	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	Totaux
1	—	—	1	4	13	22	27	25	33	16	17	12	11	9	1	2	193
2	—	—	—	2	4	17	20	53	31	29	35	18	4	7	0	2	222
3	—	—	—	2	3	5	15	34	44	27	37	14	8	5	1	1	196
4	—	—	1	3	21	42	53	41	38	18	9	3	3	3	1	—	236
5	—	—	—	—	5	8	21	34	41	21	24	13	7	5	3	1	183
6	—	—	—	6	15	40	49	51	25	26	24	10	7	3	1	—	257
7	—	—	—	—	4	12	18	28	30	32	30	12	11	13	1	1	192
8	—	—	—	7	36	37	26	29	14	15	15	7	4	—	—	—	190
9	—	—	1	10	29	20	20	42	26	17	15	5	2	1	—	—	188
10	—	—	—	2	7	16	26	34	29	27	24	7	10	10	6	3	201
Totaux:	—	—	3	36	137	219	275	371	311	228	230	101	67	56	4	10	2058

Pour l'ensemble des 10 lignées $\left\{ \begin{array}{l} \text{Densité moyenne } A = 21,5 \\ \text{déviati on standard } \sigma = \pm 2,38 \\ \text{coefficient de variabilité } v = \pm 11,1 \% \end{array} \right.$

b) Florence issu de fécondations artificielles

Lignées	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	Totaux
1	—	—	4	6	27	16	31	25	11	13	5	4	3	1	0	1	148
2	—	1	2	6	26	38	47	32	20	15	15	5	5	—	—	—	197
3	1	2	10	20	22	24	37	24	25	13	7	4	4	4	2	—	199
4	—	3	8	18	20	23	22	28	16	9	7	2	2	2	—	—	160
5	—	0	7	16	13	20	20	22	26	14	9	5	4	1	—	—	157
6	—	—	7	18	27	16	19	12	8	4	2	0	1	—	—	—	114
7	1	1	7	28	18	25	29	29	26	5	9	2	2	1	1	—	184
8	—	—	2	15	21	16	28	17	19	9	3	1	0	1	—	—	132
9	1	2	7	22	33	24	32	27	25	13	7	6	8	3	2	2	214
10	1	4	18	28	33	32	22	11	6	5	1	—	—	—	—	—	161
Totaux:	4	13	72	177	240	234	287	228	182	100	55	29	24	13	5	3	1666

Pour l'ensemble des 10 lignées $\left\{ \begin{array}{l} \text{Densité moyenne } A = 20 \\ \text{déviati on standard } \sigma = \pm 2,45 \\ \text{coefficient de variabilité } v = \pm 12,25 \% \end{array} \right.$

4. Poids du grain de 100 épis

Lignées	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	Totaux
a) autofécondées gr.....	101	110	110	113	114	122	125	129	136	145	1205
b) fécondées artificielle- ment gr.	146	146	154	161	161	173	181	181	185	194	1682

Moyenne des 10 lignées $\left\{ \begin{array}{l} \text{autofécondées } 120,5 \pm 2,87 \\ \text{fécondées artificiellement } 168,2 \pm 3,62 \end{array} \right.$

Probabilité du résultat: presque absolue.

Resumé des résultats
(moyenne de 10 lignées à la F₁)

A — Blé tendre Richelle hâtive (lignée pure 110)		Moyenne	Déviations standard	Coefficient de variabi- lité % de la moyenne
1. Longueur du rachis...	lignées autofécondées	93,3	± 16,56	± 17,7
	— fécondées artif ^t	96,8	± 16,04	± 16,6
2. Nombre d'épillets	— autofécondées	19,3	± 1,94	± 10
	— fécondées artif ^t	19,5	± 1,79	± 9,2
3. Densité de l'épi	— autofécondées	21,2	± 2,38	± 11,2
	— fécondées artif ^t	20,5	± 2,19	± 10,7
4. Grain dans 100 épis .. (poids en grammes)	— autofécondées	170,7 ± 4,44	Probabilité de la diffé- rence de productivité: 1/8.5	
	— fécondées artif ^t	168,5 ± 2,88		
	différence	2,2 ± 5,29		
B — Blé tendre Florence (mélange probable de génotypes)		Moyenne	Déviations standard	Coefficient de variabi- lité % de la moyenne
1. Longueur du rachis...	lignées autofécondées	75,2	± 12,02	± 16
	— fécondées artif ^t	91,9	± 16,48	± 17
2. Nombre d'épillets	— autofécondées	16,2	± 1,48	± 9,1
	— fécondées artif ^t	18,2	± 2,10	± 11,5
3. Densité de l'épi	— autofécondées	21,5	± 2,38	± 11,1
	— fécondées artif ^t	20	± 2,45	± 12,25
4. Grain dans 100 épis.. (poids en grammes)	— autofécondées	120,5 ± 2,87	Probabilité de la diffé- rence de productivité: presque absolue	
	— fécondées artif ^t	168,2 ± 3,62		
	différence	47,7 ± 4,62		

de fréquence de la longueur du rachis, du nombre d'épillets et de la densité des épis s'étalent, ce que traduit l'augmentation de la déviation standard ou mieux du coefficient de variabilité. L'examen des tableaux donnant le détail des résultats par lignée montre à première vue cet accroissement de l'hétérogénéité.

Si notre hypothèse que le Florence est un mélange de génotypes est exacte, la F_2 contient elle-même ce mélange auquel s'ajoutent des hétérozygotes, ce qui explique la plus grande variabilité de la population et sa plus grande fertilité.

Considérations générales.

Il serait prématuré, dans un sujet d'étude où la complexité même des facteurs impose la plus grande prudence, de tirer des conclusions fermes d'une seule expérience. On ne peut considérer celle-ci que comme un essai préliminaire et nous ne l'avons rapportée au Congrès de Génétique qu'avec l'intention de poser une question et non de la résoudre, avec l'espoir que d'autres expérimentateurs voudront bien l'étudier, en raison de son importance théorique et pratique.

La notion de lignée pure, si bien précisée par les travaux de Johanssen, Nilsson-Ehle et de nombreux autres biologistes, base de toute sélection, reçoit une nouvelle confirmation de l'expérience concernant la Richelle hâtive: les caractères fluctuants de l'épi restent à peu près immuables, que la récolte ait pour origine des pieds naturellement autofécondés ou qu'elle soit issue de pieds provenant (à la F_2) de fécondations artificielles.

Ce dernier mode de fécondation semble avoir réduit, dans de très faibles proportions, la variabilité des caractères envisagés; les différences constatées ne dépassent pas les écarts normaux dans ce genre d'expérience et la moins grande variabilité du lot issu de fécondation artificielle tient probablement au nombre moins élevé d'épis récoltés et mesurés (1930 au lieu de 2.272).

L'isolement d'une lignée pure de blé est difficile; il reste souvent incertain, parce que nous ne sommes pas fixés sur la nature des caractères distinctifs à envisager. Même pour les caractères morphologiques considérés comme absolus et héréditaires (barbes, couleur des glumes et du grain, pubescence, etc. . . .) il existe des degrés souvent difficiles à apprécier, qui rapprochent ces caractères de ceux que nous considérons comme fluctuants: longueur et densité des épis, nombre d'épillets, longueur de la paille, etc. . . . La séparation de lignées d'après les carac-

tères fluctuants est très compliquée, souvent impossible, en raison de l'action du milieu sur les courbes de fréquence. C'est ainsi que dans nos lignées séparées avec le plus de soin, comme la Richelle hâtive 110, la courbe de fréquence de la longueur des épis présente souvent deux sommets, correspondant, l'un aux premiers épis formés, l'autre à ceux de talles retardataires.

Enfin le problème est presque insoluble si l'on veut tenir compte des caractères physiologiques (précocité, fertilité, résistance aux adversités).

On tourne la difficulté lorsqu'il s'agit de plantes autofécondées, en faisant de la culture généalogique répétée, qui aboutit généralement à des génotypes purs.

Quand il s'agit d'isoler des lignées pures dans les produits d'un croisement, cette culture pédigrée doit être répétée pendant un assez grand nombre de générations pour éliminer complètement les individus qui sont hétérozygotes sous le rapport de caractères invisibles ou difficiles à discerner.

Point de vue pratique.

L'expérience que nous rapportons, si les résultats en sont confirmés par d'autres expériences analogues, montre qu'il n'y aurait pas intérêt à isoler des génotypes purs; il suffirait de s'arrêter à l'obtention d'un mélange dont les éléments présenteraient une homogénéité réduite aux qualités économiques: fertilité, résistance aux adversités, caractères du grain.

Il y aurait même lieu de conserver le plus possible d'individus hétérozygotes dans ces mélanges.

La proportion d'hétérozygotes tendant à diminuer avec le temps, grâce à la disjonction qui les ramène partiellement, à chaque génération, aux types homozygotes, des fécondations croisées artificielles seraient nécessaires pour relever le taux des hétérozygotes. Il y a lieu toutefois de remarquer que, dans les régions chaudes et sèches, les cas de fécondation croisée naturelle sont assez fréquents, chez les blés, pour maintenir, dans une certaine mesure, le mélange l'homozygotes et l'hétérozygotes.

Après un croisement, la F_1 , qui présente au maximum l'état hétérozygote, puisqu'elle possède, visibles ou latents, tous les caractères des deux géniteurs, est toujours très remarquable et les hybrideurs souhaiteraient de pouvoir s'en tenir là, ce qui est pratiquement impossible pour le blé mais facilement réalisable pour les plantes à fleurs monosexuées comme le maïs, ou des végétaux susceptibles d'être multipliés par voie asexuée.

Les générations suivantes présentent une ségrégation dont nous profitons actuellement pour isoler des lignées homozygotes. Il est probable qu'un mélange d'hétérozygotes, présentant les caractères économiques recherchés, serait plus productif et qu'il y aurait intérêt à maintenir l'état hétérozygote par de fréquents croisements entre les éléments de ce mélange, parfois morphologiquement semblables.

Discussion

M. **Przyborowski**-Krakau discute la différence pratique entre l'hétérosie des plantes (de règle) autogames et celle des plantes de règle hétérogames, spécialement du maïs et du seigle.

Herr **Baur**-Berlin-Dahlem: Der Herr Vortragende hat in vielem recht, es ist falsch, nur reine Linien als Handelssorten anzubauen. Polytype Sorten sind gleichmäßiger im Ertrag, und außerdem kommen auch bei sogenannten „Selbstbefruchtern“ sehr viel häufiger Spontankreuzungen vor, als man meist denkt. Also auch aus diesem Grunde sind polytype vorteilhafter, bringen höhere Erträge.

Herr **von Tschermak-Seysenegg**-Wien schlägt vor, die Schädigungen bei langer Fortsetzung von reiner Linienzüchtung dadurch zu bekämpfen, daß Bastardierungen zwischen „vorzüglichen geprüften“ Linien derselben Sorte ausgeführt werden.

M. **Lathouwers**-Gembloux: demande à Monsieur l'orateur pendant la discussion, Monsieur le Professor Tschermak: Ne pensez-vous pas que ces croisements spontanés entre lignes constitutives d'une population peuvent avoir des résultats plutôt défavorable en point de vue économiques, par exemple en point de vue résistance aux maladies.

The Production of Right Ovaries and Right Ovotestes as the Result of Early Castration in the Female Chick

Gert Bonnier

Zootomical Institute of the University, Stockholm

Abstract

As has been shown by different investigators a right gonad occurs in the female fowl as the result of castration. This gonad has practically always been of testicular type. The author's experiments show that when the castration is performed very early — i. e. the day of hatching or one of the first days after hatching — the result is a right ovary, and when the castration is performed somewhat later the result is an ovotestis. These facts together with the fact that ovarian grafts from adult females often produce testicular tissue are interpreted in terms of Goldschmidt's quantitative theory: A fowl with the chromosomal equipment XY has an F-curve starting above but ending below the M-curve, with a point of intersection lying a few days after hatching. The exact position of this point is subject to individual variations.

Über Artkreuzungen in der Gattung *Nicotiana*¹⁾

Friedrich Brieger

Kaiser Wilhelm-Institut für Biologie, Berlin-Dahlem

(Mit 4 Textfiguren)

Auf Grund zahlreicher experimenteller Untersuchungen verschiedener Autoren an verschiedenen Pflanzen und Tieren kann es wohl als gesicherte Tatsache angesehen werden, daß sich Art- und Varietätenkreuzungen prinzipiell in ihrem Erbgange nicht unterscheiden. In beiden Fällen gelten die Gesetze des Mendelismus, wenn sie auch im Einzelfalle durch sekundäre Prozesse, wie z. B. Gameten- und Zygotenelimination verschleiert sein können. Die Besonderheiten einer rein plasmatischen und daher nicht-mendelistischen Vererbungsweise sind für die hier diskutierten Fragen nicht von Bedeutung, da nach allen bisherigen Untersuchungen an *Nicotiana*-Artbastarden das Plasma keinen besonderen Einfluß ausübt.

In einem wesentlichen Punkte scheinen jedoch die Bastarde einiger *Nicotiana*-Arten eine Sonderstellung einzunehmen. Nach den Angaben von T. H. Goodspeed und R. E. Clausen (1917) sollen die F₁-Bastarde der Kreuzung *N. tabacum* × *N. silvestris* immer vollkommen dem *tabacum*-Elter gleichen, gleichgültig welche Varietät der polymorphen Art *N. tabacum* L. zur Kreuzung verwandt worden war. Renner weist in seinem zusammenfassenden Referat über Artbastarde (1924) ausdrücklich auf diesen von der Norm „weit abweichenden Fall“ hin.

Die Beschaffenheit der F₁-Bastarde ist nun in manchen Artkreuzungen für die genetische Analyse deshalb von besonderer Wichtigkeit, weil die Untersuchung der Spaltung in den späteren Generationen

¹⁾ Die Untersuchungen, über die hier kurz berichtet werden soll, wurden im Bussey Institution, Harvard University, begonnen und im Kaiser Wilhelm-Institut für Biologie weitergeführt. Herrn Prof. E. M. East und Herrn Geheimrat C. Correns möchte ich auch an dieser Stelle meinen Dank aussprechen.

infolge der weitgehenden Sterilität und der damit verbundenen Gameten- und Zygotenelimination sehr erschwert oder ganz unmöglich gemacht ist. In der Regel sind die F_1 -Bastarde zweier Arten — abgesehen von der durch die Unverträglichkeit der elterlichen Genome in manchen Fällen bedingten kümmerlichen Entwicklung oder der sich in anderen Fällen bemerkbar machenden Heterosis — im großen und ganzen intermediär ausgebildet, wobei in den einzelnen Charakteren bald die eine oder die andere Elternart dominant sein kann. Da der Gesamtphänotypus durch das Zusammenwirken der einzelnen Gene zustande kommt, erscheint es mir zweckmäßig, vor der Besprechung der von Goodspeed und Clausen beschriebenen Besonderheiten das Verhalten einzelner Erbfaktoren bei Artkreuzungen an zwei Einzelfällen zu besprechen.

Bei der Berücksichtigung des Erbganges einzelner Gene können die Verhältnisse deshalb manchmal kompliziert sein, weil das Allel zu einem rezessiven Mutantenfaktor der einen Elternart der anderen Art entweder vollkommen fehlt oder schwächer in seiner Wirkung ist wie das Gen der Mutante. Ein an sich rezessives Mutantengen ist dann in der Artkreuzung dominant, im Gegensatz zu der Kreuzung der Mutante mit ihrem Normaltypus. Wenn wir den Mutantenfaktor mit a , sein normales Allel mit A bezeichnen, und das entsprechende Allel der anderen Art durch das Suffix o kennzeichnen, dann können sich die folgenden Dominanzverhältnisse ergeben: $A = A_o > a$ oder $A > a > a_o$ oder schließlich $A > a > O$, wenn kein drittes Allel vorhanden ist.

Ein entsprechender Fall scheint bei dem Faktor für Parthenokarpie vorzuliegen, der bei *N. tabacum Cuba* bedingt, daß die Kapseln sich auch ohne Befruchtung weiter entwickeln. Bei der Kreuzung mit anderen *tabacum*-Varietäten erweist sich die Parthenokarpie als eine rezessive Eigenschaft, bei der Kreuzung von *N. tabacum Cuba* mit *N. silvestris* nach Goodspeed und Clausen und mit *N. Rusbyi* und *N. glutinosa* nach meinen Untersuchungen als eine dominante Eigenschaft. Ob dieser „Dominanzwechsel“ dadurch bedingt ist, daß diese beiden Arten ein zu dem Parthenokarpie-Gen „ p “ alleles rezessives Gen „ p_o “ enthalten, das ebenso wie „ P “ das normale Abfallen unbefruchteter Blüten bedingt, oder ob überhaupt ein alleles Gen fehlt, kann zurzeit nicht entschieden werden. Die zweite Erklärung ist an sich durchaus möglich, da *tabacum* 24 Chromosomen haploid, die beiden anderen Arten aber nur 12 Chromosomen haploid besitzen, so daß ihnen je 12 *tabacum*-Chromosomen mit den darin enthaltenen Genen fehlen.

Wir können jedenfalls folgendes feststellen: Wenn dominante oder rezessive *tabacum*-Gene sich in Kreuzungen mit anderen *Nicotiana*-Arten, die weniger Chromosomen besitzen wie *tabacum*, dominant erweisen, kann es sich um echte Dominanz über ein vorhandenes Allel der anderen Art handeln oder um eine „Dominanz“ über das Fehlen eines Allels.

Ein zweiter faktoriell etwas komplizierterer Fall ergab sich bei der Kreuzung verschiedener Formen von *N. Sanderae* hort. mit *N. Langsdorffii* L. Beide Arten haben die gleiche Chromosomenzahl, und die Reifeteilung in den Bastarden verläuft vollkommen normal.

Von *N. Sanderae* hort., die als Bastard zweier Arten *N. alata* Link et Otto und *N. Forgetiana* hort. aufgefaßt wird, gibt es zwei durch rezessive Gene bedingte Formen mit weißen Blüten. Die Blüten der übrigen Formen besitzen durch Anthokyan gefärbte Blütenblätter. Sie enthalten kein Chlorophyll. Von den beiden Typen wird nach Brieger und Mangelsdorf (1926) der eine als rein weiß, cc, und der andere als elfenbein, ii, entsprechend dem Ton der weißen Blütenblattzipfel bezeichnet. Hierbei ist cc epistatisch über ii.

N. Langsdorffii L. besitzt dagegen Blüten, deren Kronenblätter anthokyanfrei, aber durch Chlorophyll grün gefärbt sind.

Wird nun eine elfenbeinfarben blühende Pflanze von *N. Sanderae* (von der Konstitution CC ii) mit *N. Langsdorffii* (von der Konstitution $C_L C_L i_L i_L$) gekreuzt, so sind die Blüten der F_1 -Pflanzen anthokyanfrei. Ihre erbliche Konstitution ist: $C_L C i_L i$.

Wenn aber eine rein weiß blühende Form von *N. Sanderae* (mit der Konstitution cc II) mit *N. Langsdorffii* gekreuzt wird, dann enthalten die Blütenblätter der F_1 -Pflanzen Anthokyan. Sie besitzen die Konstitution: $C_L c i_L I$.

Die Erklärung für das verschiedene Verhalten der beiden F_1 -Generationen mit den verschiedenen weißblühenden *N. Sanderae*-Formen liegt in der durch die schon angegebenen Symbole gekennzeichneten Konstitution von *N. Langsdorffii* ($C_L C_L i_L i_L$). Obwohl diese Art kein Anthokyan in den Blütenblättern ausbildet, enthält sie doch den Faktor C_L , der nach Beseitigung der durch die Faktoren $i_L i_L$ bedingten Hemmungen die Ausbildung des Anthozyans in den Blütenblättern entweder selbst bedingt oder wenigstens ermöglicht.

Auf die in F_2 und in den Rückkreuzungen auftretenden Spaltungen, die noch durch das Hereinspielen weiterer Faktoren kompliziert werden, soll an anderer Stelle genauer eingegangen werden. Dort wird dann

auch die Frage zu diskutieren sein, ob die Faktoren C_L und i_L den Faktoren C und i gleich sind oder ihnen nur weitgehend entsprechen.

Dieser Fall rechtfertigt die folgende, für die Beurteilung von Artbastarden wichtige Feststellung: Man kann von Varietätenkreuzungen allein nicht auf die Konstitution von Pflanzen schließen. Hypostatische Charaktere einer weitgehend homozygotischen Art treten unter Umständen erst bei der Kreuzung mit einer anderen Art infolge der weitgehenden Heterozygotie phänotypisch in Erscheinung.

Die beiden aus den Ergebnissen von *Nicotiana*-Artkreuzungen gezogenen Schlußfolgerungen bringen an sich kaum etwas prinzipiell Neues und könnten auch bei der Analyse anderer Artkreuzungen konstatiert werden. Es erschien mir jedoch wesentlich auf einige der bei der Untersuchung von F_1 -Bastarden wichtigen Komplikationen an Hand von konkreten Beispielen aus der *Nicotiana*-Artengruppe hier hinzuweisen. In beiden Fällen handelt es sich um eine Änderung der Dominanzverhältnisse.

Wir wollen nun auf die Frage eingehen, ob tatsächlich die F_1 -Bastarde zwischen *N. tabacum* und anderen *Nicotiana*-Arten als Ganzes genommen phänotypisch dem *tabacum*-Elter vollkommen gleichen. Da hier die genetische Analyse noch nicht weiter vorgedrungen ist, müssen wir uns auf einen Vergleich der Phänotypen beschränken, ohne feststellen zu können, welches die genotypische Basis im einzelnen ist.

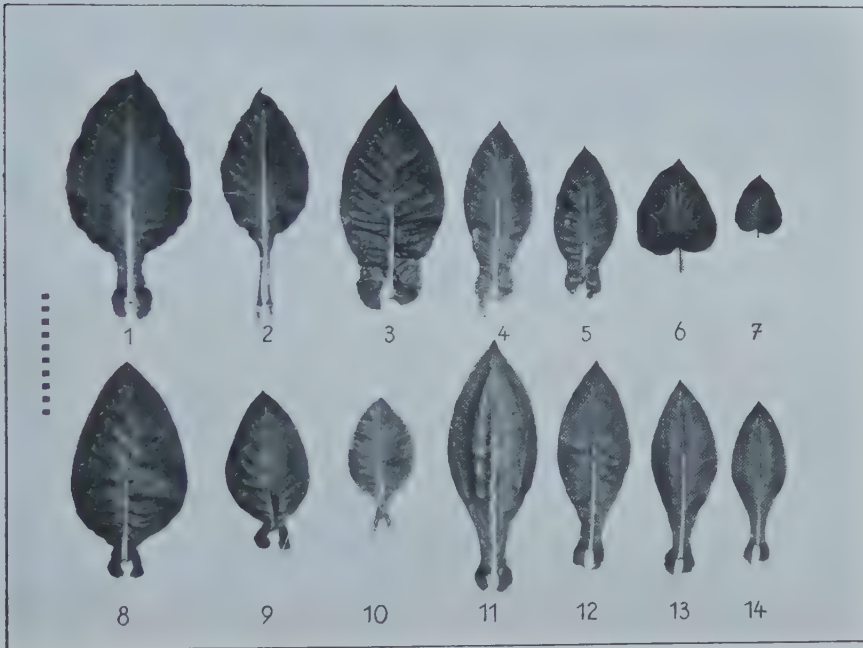
Von den verschiedenen Charakteren, die die Unterschiede der hier zur Untersuchung herangezogenen Arten *N. tabacum* L., *N. silvestris* Speg., *N. glutinosa* L., *N. Rusbyi* Britt. und *N. tomentosa* Ruiz et Pav.¹⁾ ausmachen, sollen nur die Blattcharaktere und die Blütencharaktere im einzelnen berücksichtigt werden. Der Wuchs der vier Arten ist zwar auch sehr verschieden. Aber die Kräftigkeit wie auch die Form der Bastardpflanzen hängt so stark von der Verträglichkeit der elterlichen Genotypen und den Ernährungsbedingungen ab, daß der Habitus der Pflanzen nicht zu kritischen Vergleichen benutzt werden kann.

Die Form und auch in hohem Grade die Größe der Blüten sind nach den Untersuchungen von East und Goodspeed für jeden Genotypus innerhalb gewisser Grenzen als konstant anzusehen.

¹⁾ Das Material der Kreuzung *N. tabacum* \times *N. tomentosa* verdanke ich Herrn Geheimrat Correns, das der Kreuzung *N. tabacum* \times *N. Rusbyi* Herrn Prof. East.

Die Ausbildung der Blätter hängt wie der Wuchs der Pflanzen im ganzen ziemlich stark von den Außenbedingungen ab. Wie aber die Fig. 1 zeigt, variiert wohl die Größe des Blattes bei verschiedenen Kulturbedingungen, aber nicht die Form. Fig. 1,1 und 2 zeigen die Blätter von *N. Rusbyi*, und zwar Fig. 1,1 bei Kultur im sonnigen Freiland, Fig. 1,2 bei Kultur im Gewächshaus. Fig. 1,3 bis 5 stellen Blätter

Fig. 1.



Variabilität der Blattform: 1—2 *N. Rusbyi*. 3—5 *N. tabacum* „Cuba“. 6—7 *N. glutinosa*. 8—10 *N. (tabacum macrophylla* × *N. silvestris*) F_1 . 11—14 *N. (tabacum Cuba* × *N. Rusbyi*) Familie VA₁₉₂₇

von *N. tabacum Cuba* von verschiedenen kräftig entwickelten Pflanzen dar. Fig. 1,6 und 7 lassen die Unterschiede der Blätter von *N. glutinosa* bei Kultur im Freiland und Gewächshaus erkennen. In Fig. 1,8 bis 10 sind schließlich die Blätter von Geschwisterpflanzen der F_1 -Bastarde der Kreuzung (*N. tabacum purpurea* × *N. silvestris*) und in Fig. 1,11 bis 14 von Geschwisterpflanzen einer fast homozygoten Familie der dritten Bastardgeneration der Kreuzung *N. tabacum Cuba* × *N. Rusbyi* ab-

gebildet. In allen Fällen ist zu erkennen, daß nur die Größe, aber nicht die für den einzelnen Fall typische Form der Blätter variiert.

In Fig. 2 und 3¹⁾ sind in der Mitte die Blüten einiger der zu den Kreuzungen verwandten *tabacum*-Varietäten abgebildet, und zwar in Fig. 2 von *tabacum purpurea* und in Fig. 3 links von *tabacum Cuba* aus meinen Kulturen und rechts von *tabacum Maryland* nach Good-

Fig. 2



speed und Clausen. Die beiden zuletzt genannten Varietäten stehen sich, was die Form der Blüten im ganzen anbelangt, ziemlich nahe, wenn auch die Zipfel der Blütenblätter verschieden sind. *Tabacum purpurea* besitzt dunkelrote Blüten und *tabacum Cuba* hellrosa bis fast weiße Blüten.

Rechts und links sind in den Abbildungen die Blüten von *N. silvestris* (rechts) und *N. glutinosa* (links) abgebildet. Die charakteristische

¹⁾ Die Blüten von *N. tabacum Maryland* und des Bastards von *Maryland* \times *N. silvestris* sind nach Goodspeed und Clausen reproduziert.

bilaterale Symmetrie von *N. glutinosa* kommt deutlich zum Ausdruck. Die Blüten von *N. silvestris* sind rein weiß und die von *N. glutinosa* gelblich rosa gefärbt. Die Blüten von *N. Rusbyi* und *N. tomentosa*, von denen hier keine Abbildungen gebracht werden können, haben eine gewisse Ähnlichkeit mit denen von *N. glutinosa*. Bei beiden Arten ist allerdings der röhrlige Teil der Blütenkrone viel länger und enger, die

Fig. 3



glockige Erweiterung ist noch unvermittelter und der glockige Teil ist kürzer und vergleichsweise breiter. Die bilaterale Symmetrie kommt nicht in der Ausbildung der Blütenblattzipfel zum Ausdruck wie bei *N. glutinosa*, sondern nur in der Krümmung der Blütenröhre, der Anordnung der Staubgefäße und der Stellung und Krümmung des Griffels. Besonders charakteristisch für *N. Rusbyi* und *N. tomentosa* ist das weite Herausragen von Antheren und Griffeln. Die Blüten von *N. Rusbyi* sind etwas grünlich-rosa gefärbt, die von *N. tomentosa* weißlich rosa bis fast weiß.

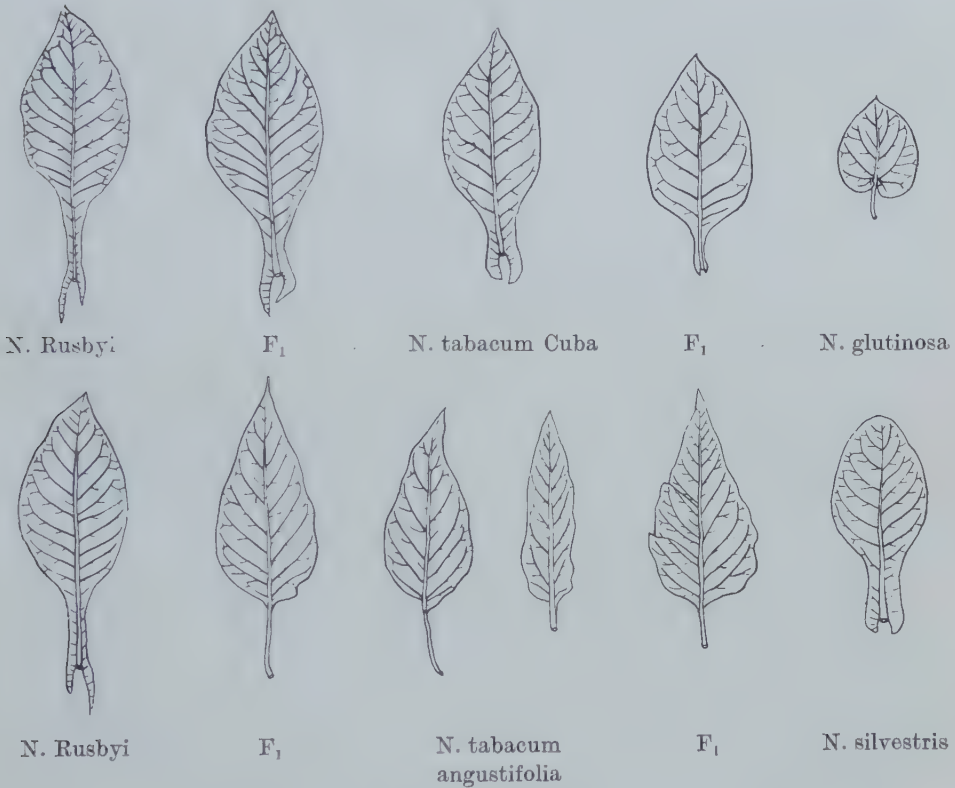
Die in Fig. 2 und 3 zwischen den Blüten der reinen Arten abgebildeten Blüten der F_1 -Bastarde zeigen wohl auf den ersten Blick, daß allenfalls von einer gewissen Prävalenz von *tabacum*, aber keinesfalls von einer vollkommenen Dominanz gesprochen werden kann. Nach der Anschauung von Goodspeed und Clausen sollen die Blüten der Bastarde von *tabacum* mit *silvestris* den *tabacum*-Eltern entsprechen, nur daß sie infolge der Heterosis stark vergrößert sind. Demgegenüber möchte ich darauf hinweisen, daß man gerade in der Größe der Blüte der Bastarde einen direkten Einfluß des *silvestris*-Elters mit seinen sehr großen Blüten sehen kann. In den hier abgebildeten Kreuzungen von *N. tabacum purpurea* und *Cuba*, resp. *Maryland* mit der großblütigen *N. silvestris* und der kleinblütigen *N. glutinosa* ist die Größe der Blüten der F_1 -Bastarde immer intermediär. Das gleiche gilt auch für die Kreuzungen verschiedener *tabacum*-Formen mit den kleinblütigen Arten *N. Rusbyi* und mit *N. tomentosa*. Diese beiden Kreuzungen sind deshalb besonders interessant, weil hier die Bastardpflanzen eine sehr starke Heterosis zeigen, die in meinen Kulturen über das Maß der Heterosis einer *tabacum* \times *silvestris*-Kreuzung hinausgeht. Trotzdem sind die Blüten der Bastarde mit der großblütigen *silvestris* größer als die *tabacum*-Blüte, die der Bastarde mit den kleinblütigen Arten kleiner als eine *tabacum*-Blüte. In allen Fällen ist die Blütengröße vollkommen intermediär.

Etwas schwieriger ist die Beurteilung der Blütenform, da hier subjektive Momente stark mitspielen können. Die Kreuzung *N. tabacum* \times *N. silvestris* erscheint mir hierbei deshalb verhältnismäßig ungünstig, da die Unterschiede der Blüten nicht so sehr ausgeprägt sind. Ich würde allerdings die von den kalifornischen Autoren als „dominant *tabacum*“ bezeichneten Blüten ohne Bedenken als vollkommen intermediär bezeichnen; aber es handelt sich hierbei doch wohl um eine einem subjektiven Fehlurteil sehr stark ausgesetzte Entscheidung. Ganz deutlich wird die intermediäre Ausbildung der Blüten aber bei der Kreuzung von *tabacum* mit der in der Form der Blüten verschiedenen Art *N. glutinosa*, die auch in Fig. 2 und 3 wiedergegeben sind. Die Krümmung der Kronenröhre, die plötzliche glockige Erweiterung der Kronenröhre, die bilaterale Symmetrie der Blüte findet sich in den Bastarden in intermediärer Ausbildung wieder. Das gleiche gilt von den nicht abgebildeten Bastarden von *N. tabacum* mit *N. Rusbyi* und *N. tomentosa*, die durch die weit heraushängenden Antheren und Griffel, also ausgesprochene Charakteristika von *Rusbyi* und *tomentosa*, die

tabacum fehlen, charakterisiert sind. Auch was die Form der Blüten anbelangt sind die Bastarde wieder deutlich intermediär ausgebildet.

Die Form der Kronenzipfel von *tabacum* ist dagegen ziemlich ausgesprochen dominant. Die Farbe der Blüten ist manchmal intermediär. Die intensiv rote Farbe von *tabacum purpurea* ist fast dominant über

Fig. 4.



die Farbe von *silvestris* und *glutinosa* und wird nur etwas im Ton durch den Einfluß dieser Arten abgeändert. Auf die Dominanz der Parthenokarpie von *tabacum Cuba* in den Kreuzungen mit *N. silvestris* (nach Goodspeed und Clausen), mit *N. Rusbyi* und *N. glutinosa* (nach Brieger) wurde bereits hingewiesen. Aber eine gelegentliche Dominanz des einen Elters ist ja nach dem oben Auseinandergesetzten nicht erstaunlich.

Es ist von Interesse, daß manche anscheinend neuen Charaktere auftreten, die die Elternformen nicht besaßen. So sind z. B. bei den Kreuzungen *N. tabacum* \times *N. glutinosa* die Filamente so lang, daß die Antheren aus der Kronenröhre herausragen, was sie bei den Eltern nicht oder nicht in dem Maße tun. Es könnte sich hier um einen Fall handeln, wie er ähnlich schon oben besprochen wurde, daß nämlich hypostatische Gene, die in den nahezu homozygotischen Eltern nicht in Erscheinung treten, in den heterozygotischen Bastarden sich phänotypisch auswirken. Es ist aber auch möglich, daß es sich im vorliegenden Falle nur um eine Kombination von *tabacum* und *glutinosa*-Charakteren handelt. Wenn man sich vorstellt, daß bei einer *glutinosa*-Blüte die Zipfel der Kronenblätter flach ausgebreitet sind wie bei *tabacum*, so würden auch hier die Antheren weit hervorragen.

Daß auch die Blattformen intermediär sein können, lassen die naturgetreu ausgeführten Zeichnungen in Fig. 4¹⁾ erkennen. In der unteren Reihe ist die Kreuzung der Arten *N. Rusbyi* und *N. silvestris* mit *N. tabacum angustifolia* wiedergegeben. Die charakteristische Eigenschaft dieser *tabacum*-Varietät, das langgestielte Blatt, ist bei Varietätenkreuzungen innerhalb *N. tabacum* wie auch bei den hier wiedergegebenen Artkreuzungen dominant. Dagegen gibt *N. tabacum Cuba* mit *N. Rusbyi* und *N. glutinosa* intermediäre Blattformen. Die intermediäre Ausbildung ist bereits deutlich bei der zuerst genannten Kreuzung zu erkennen, aber infolge einer gewissen Ähnlichkeit der *Rusbyi*- und der *tabacum*-Blätter in nicht sehr ausgeprägtem Maße. Eindeutig liegen aber die Verhältnisse wieder, wenn man eine Art mit ganz abweichender Form zum Versuche benutzt wie *N. glutinosa* mit ihren gestielten Blättern. *N. tabacum Cuba* ist in dieser Kreuzung zwar prävalent, aber der Einfluß des *glutinosa*-Elters ist unverkennbar.

Im Gesamthabitus macht sich eine gewisse Prävalenz des *tabacum*-Elters bemerkbar. Aber die eingehende Untersuchung der Einzelcharaktere läßt immer wieder einen deutlichen Einfluß auch der anderen Elternart erkennen.

Daß das *tabacum*-Genom etwas „stärker“ erscheint als das Genom der anderen Arten könnte auf dem Unterschied der Chromosomenzahl beruhen. *N. tabacum* besitzt in allen seinen Formen 24 Chromosomen haploid, die anderen Arten dagegen nur 12 Chromosomen (*N. silvestris*,

¹⁾ Die Zeichnungen der Blätter von *N. tabacum angustifolia* rechts, von *N. silvestris* und ihrem Bastard nach Goodspeed und Clausen.

N. glutinosa, *N. tomentosa* und *N. Rusbyi*). In den F_1 -Bastarden, die teilweise von Goodspeed und die auch von mir zytologisch untersucht wurden, treten bei gemischter Allo-Asyndese Bivalente und Univalente auf. *Tabacum* besitzt eine Reihe von Chromosomen, und damit von Genen, die den anderen vier Arten fehlen, und diese Gene könnten die teilweise Prävalenz des *tabacum*-Elters bedingen.

Der Unterschied zwischen *tabacum* und den anderen Arten beruht aber sicherlich nicht nur auf dem Vorhandensein von Genen bei *tabacum*, die den anderen Arten fehlen. Auf Grund der Beobachtungen in der F_1 -Generation der Kreuzungen von *tabacum* mit den wiederholt genannten vier Arten sowie der Folgegenerationen der Kreuzungen mit *N. Rusbyi* und *N. tomentosa* glaube ich den sicheren Schluß ziehen zu können, daß die charakteristischen Eigenschaften der Arten mit 12 Chromosomen auf besonderen Genen beruhen, die sie besitzen und die *tabacum* fehlen, bzw. für die *tabacum* homologe, aber nicht identische Allele besitzt. Hierher gehört z. B. die Verzweigung der Infloreszenz von *N. Rusbyi*, das Herausragen der Griffel und Antheren von *N. Rusbyi* und *N. tomentosa* u. a. m.

Literatur

- Clausen, R. E. and T. H. Goodspeed. 1925. Interspecific hybridization in *Nicotiana* L. A tetraploid glutinosa-tabacum-hybrid. Genetics X, S. 278 to 284.
- Brieger, F. 1928. Über die Verdoppelung der Chromosomenzahl bei *Nicotiana*-Artbastarden. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbl. XLVII, 1—53.
- Brieger, F. and A. J. Mangelsdorf. 1926. Linkage between a flower color factor and self-sterility factors. Proc. Nat. Acad. Sc. XII, S. 248—255.
- East, E. M. 1916. Inheritance in crosses between *Nicotiana Langsdorffii* and *Nicotiana alata*. Genetics I, S. 311—333.
- Eghis, S. A. 1927. Experiments on interspecific hybridization in the genus *Nicotiana*. Bull. appl. Bot. XVII. Heft 3, S. 151—190. (Russisch mit englischer Zusammenfassung.)
- Goodspeed, T. H. and R. E. Clausen. 1916. Mendelian factor differences versus reaction system contrasts in heredity. Amer. Nat. LI, S. 31—46 92—101.
- 1917. The nature of the F_1 species hybrids between *N. silvestris* and varieties of *Nicotiana tabacum*. Univ. Calif. Publ. V, S. 301—346.
- Renner, O. 1924. Vererbung bei Artbastarden. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbl. XXXIII, S. 317—347.
- Rybin, V. A. 1927. Polyploid hybrids of *Nicotiana tabacum* L. \times *Nicotiana rustica* L. Bull. appl. Bot. XVII, Heft 3, S. 191—240. (Russisch mit englischer Zusammenfassung.)

Statistisch-phylogenetische Untersuchungen an Ammoniten¹⁾

R. Brinkmann

Geologisches Institut der Universität Göttingen

(Mit 14 Textfiguren)

I.

Einleitung.

Der Aufbau eines lückenlosen Stammbaums unserer Lebewelt ist eines der wichtigsten Ziele der biologischen Wissenschaften, mögen sie sich nun mit rezentem oder fossilem Material beschäftigen. An dieser Aufgabe arbeitet die Paläontologie, indem sie die systematischen Grundlagen zu klären sucht, die Stratigraphie, indem sie die zeitliche Aufeinanderfolge der einzelnen Formen feststellt, und die Genetik, die sich der Eigenschaftsanalyse und dem Vererbungsvorgange widmet. Trotz der Berührungspunkte, die diese drei Wissenszweige auf dem Gebiete der Phylogenie haben, ist der gegenseitige Kontakt, besonders mit der Vererbungslehre, nur ein sehr loser. Die Gründe hierfür sind sowohl historischer wie methodischer Art. Die Paläontologie war mit der notwendigen Vorarbeit des Sammelns und Ordnen der Formen noch nicht fertig, als sie schon, gewissermaßen zu früh, durch den gewaltigen Impuls der Deszendenztheorie auf mehr spekulative Bahnen hinausgeführt wurde, deren Ergebnisse in Stammbaumrekonstruktionen und daraus erschlossenen Entwicklungsgesetzen vorliegen. Damit wurde aber gerade die Stufe der exakten, quantitativen Forschung übersprungen, auf der sich die Vererbungslehre heute befindet. Es kommt hinzu, daß die durch das Material gegebenen Arbeitsmöglichkeiten recht verschieden sind: das Experiment, das wichtigste Hilfsmittel der Biologie, ist der historisch eingestellten Paläontologie und Stratigraphie

¹⁾ Eine ausführliche Darstellung mit Belegen und weiteren Beispielen erscheint in den Abhandlungen der Gesellsch. d. Wissensch. zu Göttingen. Math.-naturw. Kl., Bd. 13.

nicht zugänglich; dafür verfügen diese aber über Zeiträume, die millionenfach länger sind als ein Menschenleben. Eine Annäherung von Paläontologie und Genetik kann sich durch die gegenseitige Übernahme von Problemstellungen und Arbeitsweisen vollziehen, wobei es Sache der Paläontologie ist, der induktiven Forschung in der Stammesgeschichte mehr Raum zu geben, während bei der Genetik eine eingehende Untersuchung der Mutationserscheinungen unter Verwendung langdauernder Versuchsreihen geboten erscheint.

Untersuchte Tiergruppe

Die nachfolgenden Darlegungen verfolgen den Zweck, von der geologisch-paläontologischen Seite her einiges Material zum Ablauf der Stammesgeschichte beizubringen, wobei die gleichen variationsstatistischen Methoden angewandt sind, die in der Vererbungslehre und Biometrik seit langem benutzt werden. Das Untersuchungsobjekt sind die Arten der Ammonitengattung *Cosmoceras*, die im jüngsten Teil des Mittleren Jura lebte. Da die Ammoniten eine längst ausgestorbene Tiergruppe darstellen, die von ihrem nächsten lebenden Verwandten, dem *Nautilus* organisatorisch wohl in vieler Hinsicht abwichen, so erscheint die Wahl vom zoologischen Standpunkt aus nicht besonders glücklich, da sie die biologische Auswertung der Abänderungen sehr erschwert. Geologische und paläontologische Erwägungen ließen es trotzdem geraten erscheinen, bei den Ammoniten zu beginnen; einmal verändern sie sich im Vergleich zu andern Tiergruppen relativ rasch, zweitens sind sie stellenweise so häufig, daß größere Aufsammlungen durchführbar sind, drittens sind die Ammoniten pelagische Tiere von nektonisch-planktonischer Lebensweise, die deshalb weniger zur Bildung von Standortsvarietäten neigen.

Es tritt noch der wichtige Umstand hinzu, daß bei den *Cosmoceraten* nicht nur eine Entwicklungslinie verfolgt werden konnte, sondern deren vier, mit einem Seitenzweig sogar fünf, die wohl alle einer gemeinsamen, vorerst unbekannten Wurzel entspringen. Es sind dies der *Jason*-Stamm, der *Castor*-Stamm mit dem *Pollux*-Zweig, der *Gubielmi*-Stamm, der *lithuanicum*-Stamm. Dadurch wurde eine vergleichende Betrachtung des Entwicklungstempos und der erreichten Organisationshöhe ermöglicht, die den allgemeinen Folgerungen größere Sicherheit verleiht.

Fundorte

Die Aufsammlungen wurden hauptsächlich in Mittelengland durchgeführt, wo gute Aufschlüsse mehr als 3000 Exemplare lieferten,

deren gegenseitiges relatives Alter genau festgelegt wurde. Dazu kommt ein weiteres Material von etwa 600 Stück aus Mittel-, Nord- und Osteuropa, dessen stratigraphische Stellung nur annähernd bekannt ist. Die erste Gruppe diente als Unterlage für die phylogenetischen Schlüsse, während an der zweiten der ontogenetische Werdegang untersucht wurde.

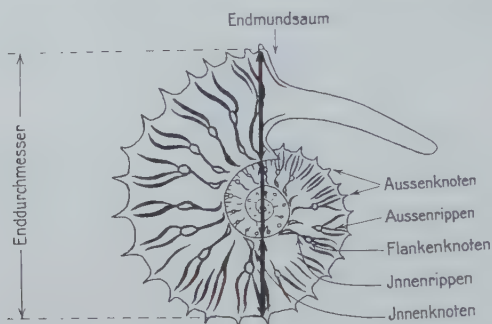


Fig. 1. Umriß- und Skulpturschema eines *Cosmoceras*

Untersuchte Eigenschaften (Hierbei vgl. Fig. 1)

Die Ammoniten besitzen eine spiralig aufgewundene Schale, die mannigfaltig mit Knoten und Rippen verziert ist und deren Kammern von einem Siphon durchzogen werden. Bezeichnend ist der „Enddurchmesser“, d. h. der maximale Schalendurchmesser, der in der ontogenetischen Entwicklung erreicht wird, wobei die besondere Form des Altersmundsaumes eine Gewähr dafür gibt, daß das Wachstum abgeschlossen ist. Die Schalenskulptur besteht aus Innenknoten und Flankenknöten, zwischen denen die Innenrippen liegen, ferner aus randständigen Außenknoten, zu denen die Außenrippen hinstreben. Phylogenetisch wichtig und statistisch leicht erfaßbar sind die Zahlen der Rippen und Knoten auf einem Umgang, aus denen sich die „Teilungsziffer“

= $\frac{\text{Außenrippen}}{\text{Innenrippen}}$, die besagt, in wieviel Außenrippen sich eine Innenrippe durchschnittlich zerspaltet, sowie die „Bündelungsziffer“

= $\frac{\text{Außenrippen}}{\text{Außenknöten}}$ errechnet, die angibt, wieviel Außenrippen wieder in einem Außenknöten bündelförmig zusammenlaufen. Manche Formen verlieren ihre Skulptur schon vor Ansatz des Endmundsaumes, in diesem Falle läßt sich messen, bei welchem Durchmesser das geschieht.

Darstellung der Zeit

Einer besonderen Erklärung bedarf noch die Darstellung der Zeitkomponente. Die geologische Untersuchung — der genauere Nachweis kann hier unterbleiben — ergibt, daß in Mittelengland die Schalen der Ammoniten nur aus kurzen Intervallen überliefert sind, die durch sehr viel längere Zeiträume unterbrochen waren, aus denen keine Reste erhalten blieben (Fig. 2). Diese Lückenhaftigkeit des Materials in zeitlicher Hinsicht kommt in den graphischen Darstellungen zum Ausdruck, deren Treppenform nicht auf Sprüngen in der Entwicklung beruht, sondern auf Diskontinuitäten der Erhaltung (Fig. 3).

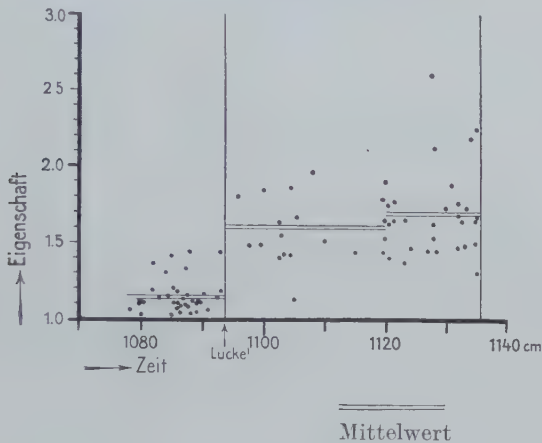


Fig. 2. Diagramm zur Erklärung der graphischen Darstellungen. Die Lücken bedingen deutliche Treppen in der Kurve; weitere scheinbare Sprünge entstehen durch die Art der Mittelwertsberechnung. Die Punkte bezeichnen die Einzeltiere

Erklärung der Diagramme

Bei den phylogenetischen Diagrammen ist auf der Abszisse die Zeit in positiver Richtung abgetragen. Aber die darauf angegebenen Zahlen in cm kennzeichnen die Lage, in der die Fossilien draußen im Aufschlusse gefunden wurden. Sie geben damit ein Maß für das relative Alter der Individuen und Populationen, sind jedoch keineswegs als proportional zum tatsächlichen Zeitablauf zu betrachten. Vielmehr ist ja an jeder Unterbrechungsstelle, deren Lage durch eine Vertikale angegeben ist, so z. B. bei 160 cm in Fig. 3, ein langer Zeitraum ausgefallen, während dem sich die Ammoniten ruhig weiter entwickelten, so daß sie mit der wiedereinsetzenden Überlieferung scheinbar sprungweise

eine andere Organisationshöhe erreicht hatten. Absolute Zeitangaben lassen sich kaum machen, nur um einen ungefähren Anhalt zu geben, mag die gesamte behandelte Zeitdauer der Größenordnung nach auf etwa hunderttausend bis eine Million Jahre geschätzt werden. Auf der Ordinate sind die gemessenen Eigenschaften abgetragen, wobei zum Teil als Genauigkeitskriterien die Abstände des dreifachen mittleren Fehlers vom Mittelwert mit eingezeichnet sind. Um eine genügend große Anzahl von Individuen für die Mittelwertbildung zu erhalten, wurden im allgemeinen „Zeiträume“ von 20 bis 50 cm Dicke zusammengefaßt und

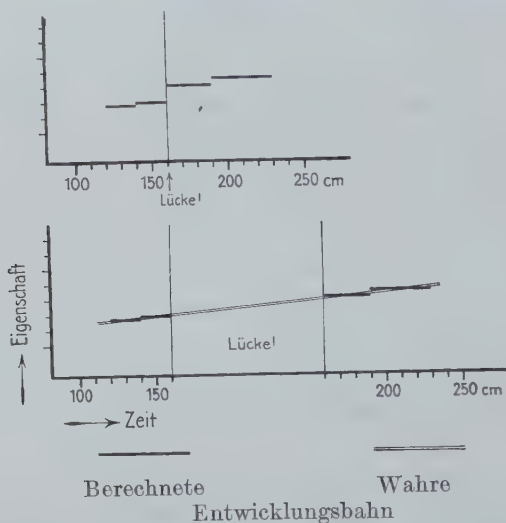


Fig. 3. Die Bedeutung der Lücken. Oben der natürliche Befund, unten die Erklärung durch den Ausfall einer langen Zeitspanne

der Wert für dieses Intervall durch eine Horizontale angegeben. Der nächste Mittelwert setzt meist ruckweise dagegen ab (vgl. Fig. 2); das liegt einmal an der Ungenauigkeit der errechneten Zahlen, anderseits auch an einer allmählichen Abänderung der Organismen. Würde man über sehr viel Material verfügen und dies in zahlreiche zeitlich sehr eng begrenzte Gruppen aufteilen, so würde sich die Kurve wahrscheinlich völlig ausglätten und ihre Diskontinuitäten verlieren. Diese Stufen sind also nur durch die Berechnung und die Art der graphischen Darstellung bedingt und würden sich bei anderer Zusammenfassung des Materials an eine andere Stelle verschieben. Demgegenüber liegen die durch die Zeitlücken bedingten Sprünge fest, da sie in der Natur gegeben, nicht aber nur konstruiert sind. Fig. 3 mag das erläutern.



Fig. 4. Habitusbild des *Jason*-Stammes aus der Zeit 40 cm

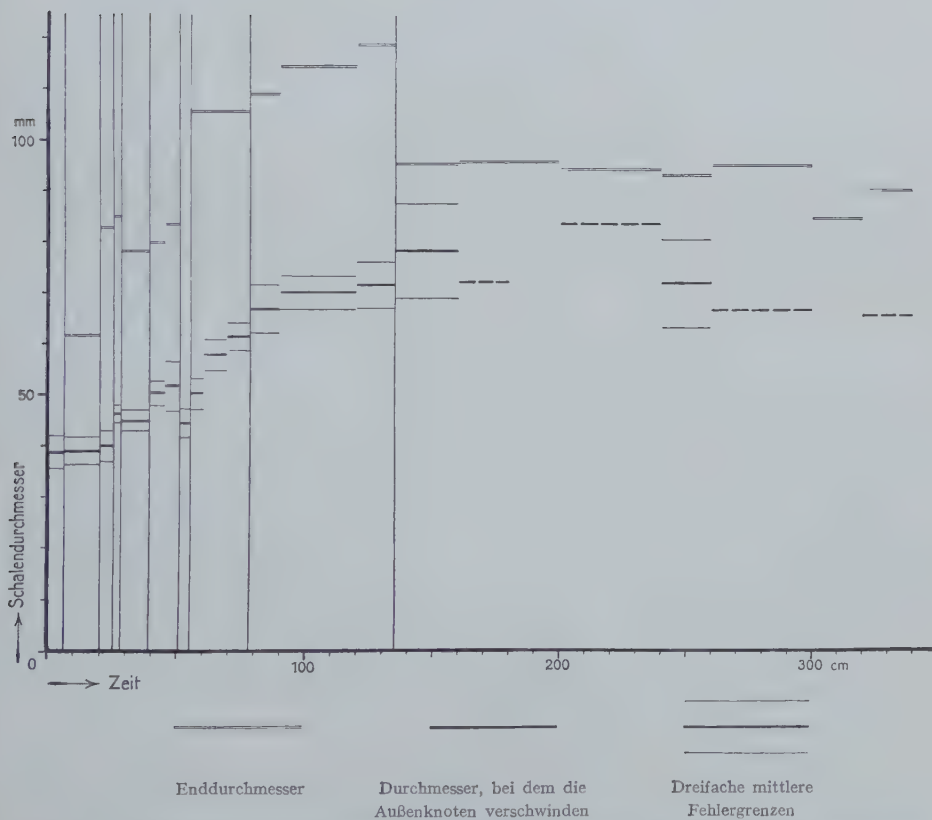


Fig. 5. Die zeitliche Veränderung des Enddurchmessers und des Durchmessers, bei dem die Außenknoten verschwinden, im *Jason*-Stamm

Für die ontogenetischen Darstellungen ist als Abszisse stets der Schalendurchmesser gewählt worden, der wohl in einem ziemlich einfachen Verhältnis zum Lebensalter des Tieres steht. Als Ordinaten sind die Eigenschaften abgetragen. Für die Aufstellung der ontogenetischen Entwicklungskurven sind nur typische Exemplare ihrer Art verwandt worden, nicht dagegen Zwischenformen, um gut unterschiedene und bezeichnende Bilder zu erhalten.

II.

Im folgenden sind einige Eigenschaften in ihrem phylogenetischen Werdegang dargestellt, die auf ein allgemeinbiologisches Interesse rechnen können. Für alle Einzelheiten und weiteren Belege muß auf die ausführliche Darstellung verwiesen werden.

Verlauf einer Stammesentwicklung

Als Beispiel für eine lückenlose phylogenetische Reihe sei die Entwicklung des *Jason*-Stammes geschildert. Die ältesten untersuchten Formen (Fig. 4) verlieren Knoten und Rippen auf der letzten Windung. Der Durchmesser, bei dem dies geschieht, wächst rasch im Verlaufe der Stammesgeschichte und in enger Korrelation damit wird auch die Schale als Ganzes größer: die Enddurchmesserwerte steigen an (Fig. 4 u. 5). Bei den Formen, die jünger als 135 cm sind, reichen die Knoten fast stets bis an den Endmundsaum, aber die scharfen Außenrippen verschwinden noch vorher¹⁾ (Fig. 6). Auch das ändert sich im Laufe der Zeiten; die Rippen verstreichen allmählich bei größeren Durchmessern und wieder parallel damit wächst der Enddurchmesser, so daß wir schließlich zu Schalen gelangen, die mehr als doppelt so groß wie die Ausgangsformen sind (Fig. 6 u. 7). Schließlich sind die Rippen bis an den Endmundsaum noch vorgewandert und wir finden nur völlig skulptierte Gehäuse, kein glattes Altersstadium mehr besitzen. Die Rippen sind anfangs grob und stehen entfernt, mit der Zeit werden sie zahlreicher und feiner (Fig. 8), was sich auch in der gleichen Weise statistisch von Stufe zu Stufe verfolgen läßt. Zugleich aber werden die Tiere kleiner, der Enddurchmesser sinkt von seinem Maximum wieder herab (siehe Fig. 12).

Diese Entwicklungsreihe, die in ununterbrochener Folge durch vier Arten hindurchreicht und weitgehend verschiedenartige Tierformen mit-

¹⁾ Vollständig verschwindet die Berippung allerdings bei diesen Formen nicht mehr. So sind die letzten zwei Drittel des Umgangs von unscharfen und unregelmäßigen Rippen bedeckt, die am Endmundsaum wieder deutlicher werden; dies ist bei der Messung jedoch nicht berücksichtigt.



Fig. 6. Habitusbild des *Jason*-Stammes aus der Zeit 600 cm

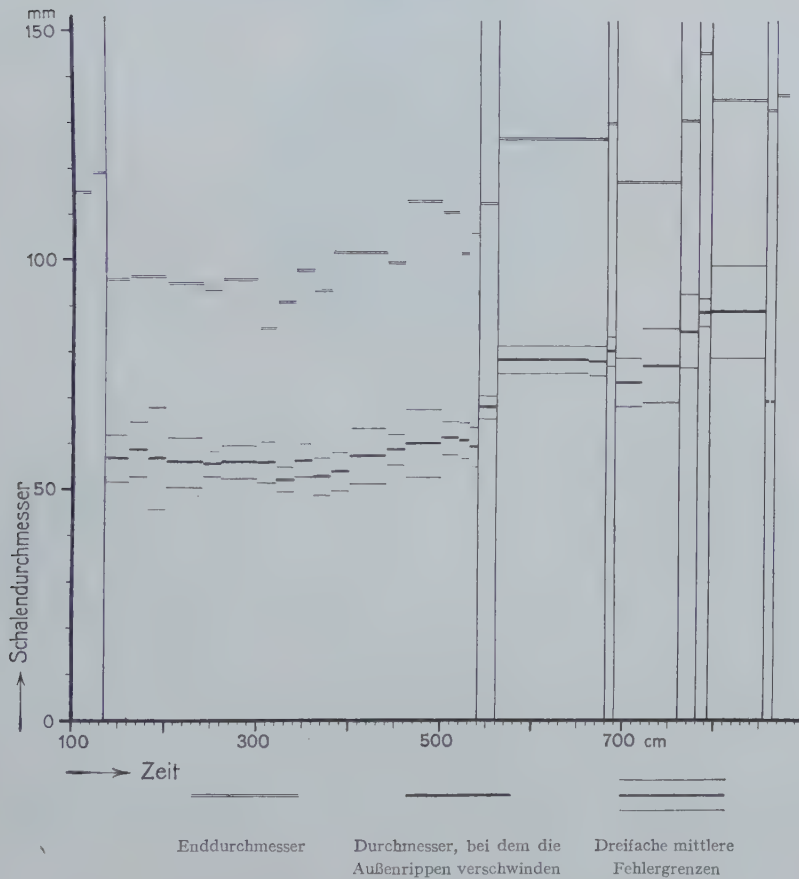


Fig. 7. Die zeitliche Veränderung des Enddurchmessers und des Durchmessers, bei dem die Außenrippen verschwinden, im *Jason*-Stamm

einander in Verbindung bringt, ist auf rein induktivem Wege gewonnen, ohne daß es nötig wäre, hypothetische Bindeglieder anzunehmen. Zwar sind durch die Lückenhaftigkeit der Überlieferung manche Zwischenformen ausgefallen, aber doch nicht so viele, daß die morphologische Kontinuität nicht gewahrt bliebe. Was vor der Lücke Plusvariante war, findet sich auch nachher, allerdings oft als Minusvariante, wieder¹⁾ Da nun alle Sprünge der Kurve geologisch zu erklären sind, die phylogenetische Entwicklung selbst aber kontinuierlich verläuft, so ergibt sich, daß der paläontologische Artbegriff ein rein künstlicher ist. Für die Systematik ist er natürlich trotzdem notwendig.



Fig. 8. Habitusbild des *Jason*-Stammes zur Zeit 900 cm

Aufspaltung einer Entwicklungsreihe

Der Vorgang, daß sich von einer Stammreihe ein Zweig mit abweichender Entwicklungstendenz abspaltet, ist in Fig. 9 graphisch veranschaulicht, wobei nur eine bezeichnende Eigenschaft, die Teilungsziffer, dargestellt ist. Fig. 10 (obere Reihe) gibt typische Windungsausschnitte der in Frage kommenden Arten *Cosm. Castor*, *aculeatum* und *Pollux* wieder. Bei *Castor* herrscht anfangs die Tendenz, daß sich die Innenrippen in immer weniger Außenrippen zerspalten; die Teilung sinkt von etwa 3,5 auf unter 2 in dem Zeitraum 700 bis 800 cm, steigt dann aber wieder auf den Anfangswert und darüber. Fast genau am Tiefpunkt der Kurve spaltet sich die neue Art *Pollux* ab, bei der auf jede Innenrippe nur etwa eine Außenrippe kommt. Die Ablösung des *Pollux*-

¹⁾ vgl. Fig. 2.

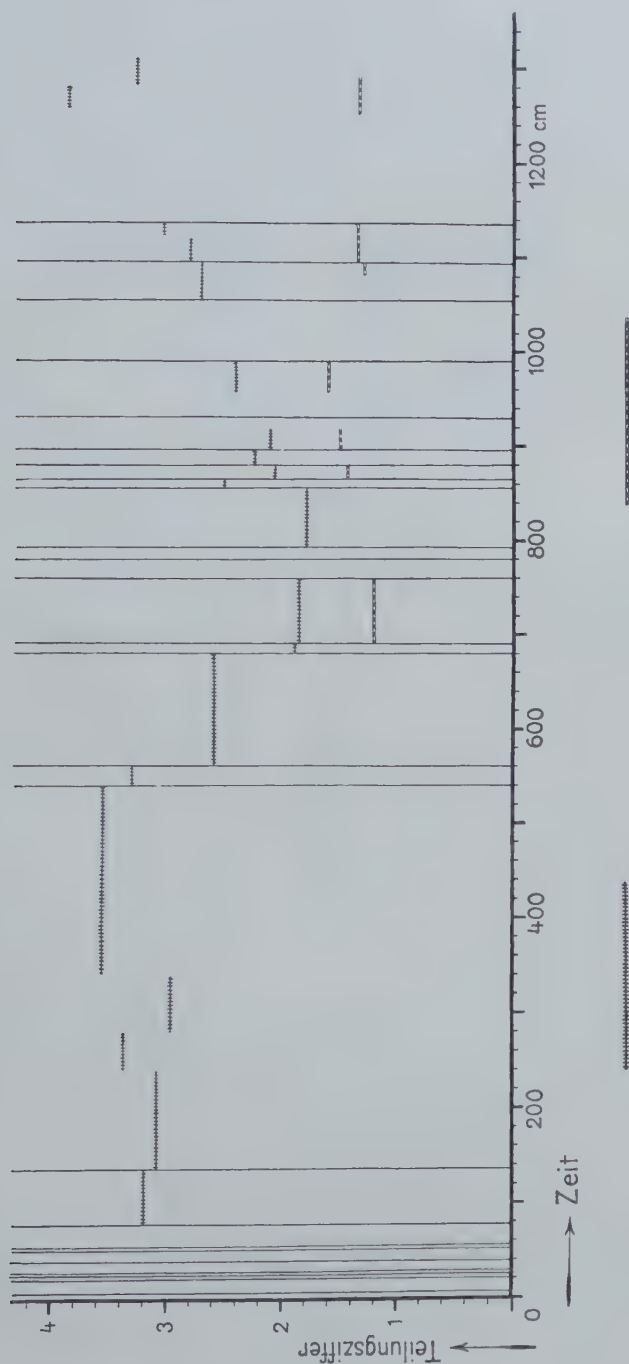


Fig. 9. Die Aufspaltung des *Castor-aculeatum*-Stammes in die *aculeatum*- und die *Pollux*-Reihe. (Die Art *aculeatum* geht bei etwa 900 cm aus *Castor* hervor)

Astes von der Hauptreihe scheint gerade in die Überlieferungslücke bei 690 cm zu fallen, leider sind die Formen recht selten, so daß die Verfolgung der Einzelheiten sehr erschwert ist.

Das eigenartige Verhalten der Teilungsziffern macht den Eindruck, als ob der *Castor*-Stamm, nachdem er die Tendenz zur Vergrößerung



Fig. 10. Bezeichnende Windungsausschnitte einiger Cosmocerasen. Obere Reihe: Die Aufspaltung des *Castor*-Stammes. Die Stammform *Castor* (links); der *Pollux*-Sproß mit Rippenreduktion (Mitte); der *aculeatum*-Sproß mit vermehrten Rippen (rechts). — Untere Reihe: Konvergente Bündelung bei den jüngeren Cosmocerasen. *Jason*-Stamm (links); *Gulielmi*-Stamm (Mitte); *lithuanicum*-Stamm (rechts); *Castor*-Stamm (Art *aculeatum*, obere Reihe rechts)

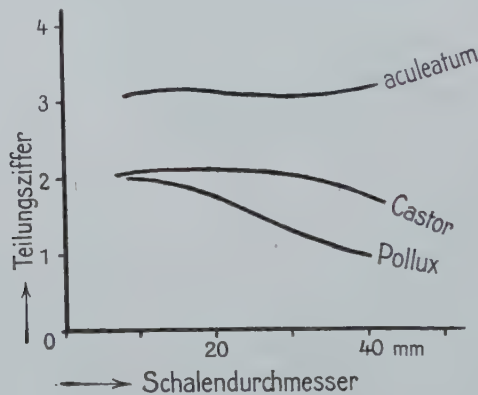


Fig. 11. Die ontogenetische Entwicklung der Teilungsziffer bei den Zweigen des *Castor*-Stammes

der Rippen in eine Seitenlinie abgestoßen hatte, wieder die Möglichkeit zur Bildung einer erhöhten Zahl von Außenrippen gewann, wie sie *aculeatum* besitzt. Die verschiedenen Evolutionsrichtungen der beiden *Castor*-Zweige kommen auch sehr gut in der Ontogenie zum Ausdruck. (Fig. 11): Die Kurven der Teilungsziffern von *Castor* und *Pollux*

gehen beide von einem Jugendstadium mit dem Teilungswert 2, d. h. mit dichotomer Rippenanlage aus, und sind dann in der gleichen Weise abwärts geschwungen. Die Kurve von *aculeatum* hingegen liegt ganz anders. Auch in der Individualentwicklung erweist sich so *Pollux* als die orthogenetische Fortsetzung von *Castor*, wie es das biogenetische Grundgesetz will. Mit den jüngsten *Castor*-Formen und dem daraus hervorgehenden *aculeatum* hingegen schlägt die Stammesentwicklung ganz neue Bahnen ein, und es ist hier bezeichnend, daß die Ontogenie von *aculeatum* den phylogenetischen Werdegang nicht rekapituliert. In diesem Zusammenhang ist von Interesse, daß die *Pollux*-Formen gegenüber dem anderen Zweig an Größe abnehmen und bald aussterben, die *Castor-aculeatum*-Linie dagegen großwüchsig bleibt und eine längere Lebensdauer besitzt. Tabelle 1 mag das erläutern.

Tabelle 1

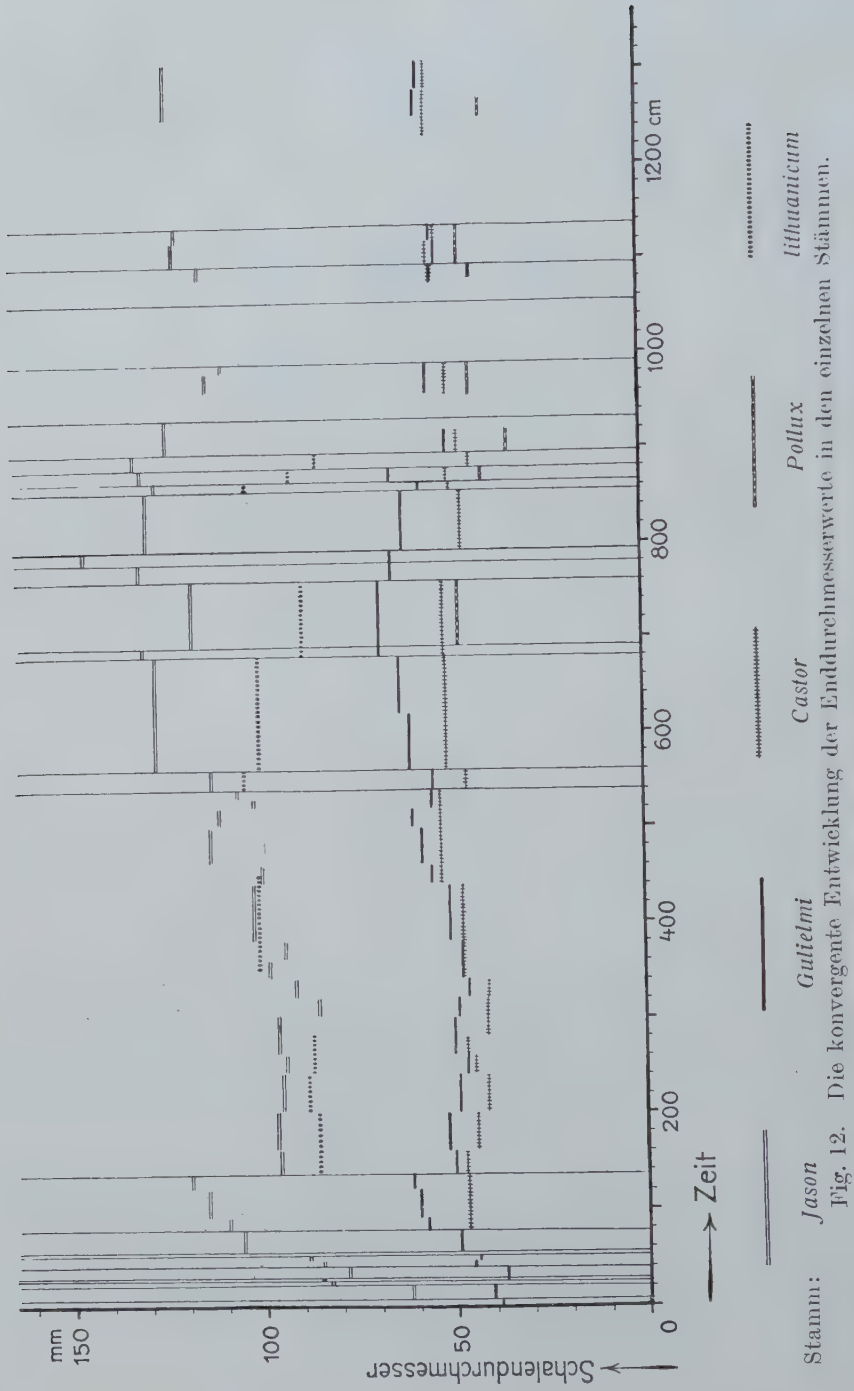
Zeitliche Veränderung der Enddurchmesser-Mittelwerte in den Zweigen des *Castor*-Stammes

Zeiträume em	Enddurchmesser der Schale von	
	<i>Castor-aculeatum</i>	<i>Pollux</i>
690 — 759	51,3 \pm 5,3	48,0
865 — 880	49,9 \pm 1,9	41,5
895 — 920	47,1 \pm 2,0	34,5
955 — 990	49,9 \pm 1,1	44,3 \pm 3,7
1075 — 1093	53,8 \pm 1,2	44,0
1094 — 1135	53,6 \pm 1,0	47,0 \pm 4,4
1230 — 1310	54,6 \pm 1,3	41,0

Über die Ursachen der Abspaltung läßt sich gar nichts sagen; wenigstens sind an den Parallelstämmen, der übrigen Begleitfauna und dem Sediment keinerlei Veränderungen der äußeren Lebensbedingungen abzulesen.

Konvergenzerscheinungen

In der Entwicklung der einzelnen *Cosmoceraten*stämme begegnen wir nicht selten auffallenden Konvergenzen, die in der Schalengröße und manchen Skulptureigenschaften zutage treten. Die Kurve des Enddurchmessers beim *Jason*-Stamm, die zu einem Maximum aufsteigt und dann wieder absinkt, ist nicht nur dieser Reihe allein eigentümlich,



sondern wird vom *Gulielmi*-Stamm bis in Einzelheiten hinein nachgeahmt, ja auch der *Castor*-Stamm folgt der gleichen Tendenz, allerdings nur teilweise und in abgeschwächtem Maße (Fig. 12).

Nicht nur der Verlauf der Entwicklung im großen ist der gleiche, auch kleine Schwankungen, deren Dauer man wohl schon nach Generationen zählen kann, entsprechen einander recht genau. Zwischen 135 und 540 cm liegt eine sehr lange Zeit ohne nachweisbare Überlieferungslücken. In diesem Intervall steigen die Werte zuerst ein wenig an, sinken dann auf ein Minimum bei etwa 300 cm und nehmen dann wieder kontinuierlich bis über den Anfangswert hinaus zu. Dieser Regel folgen der *Jason*-Stamm, und zwar für den Enddurchmesser, wie für den Durchmesser, bei dem die Rippen verstreichen (hierfür vgl. Fig. 7), ferner die Enddurchmesserwerte des *Gulielmi*- und des *Castor*-Stammes. Wie schon aus dem Diagramm ersichtlich, sind die Korrelationen sehr hoch, sie betragen für den genannten Zeitraum:

Korrelation zwischen Enddurchmesser von *Jason* und Enddurchmesser von *Gulielmi* $r = 0,79 \pm 0,14$;

Korrelation zwischen Enddurchmesser von *Jason* und Enddurchmesser von *Castor* $r = 0,78 \pm 0,11$.

Die Annahme liegt nahe, daß diese kleinen Schwankungen, die gleichzeitig und gleichsinnig verlaufen, durch Umweltsfaktoren, etwa die Nahrungsmenge, zu erklären sind, die alle Reihen gleichmäßig betrafen. Aber ist es überhaupt möglich, zwischen geringen und großen Abänderungen einen Unterschied zu machen? Müßte man dann nicht den Schluß ziehen, daß die gesamte Entwicklung von äußeren Faktoren beeinflusst ist? Die begleitende Lebewelt verrät nichts darüber, ob zwischen 700 und 800 cm zur Zeit des allgemeinen Größenmaximums, optimale Bedingungen im Jurameere herrschten. Doch kann dieser negative Befund die Frage nicht entscheiden, hier wären Paralleluntersuchungen in andern Gebieten, etwa Innerrußland, wo die gleichen *Cosmoceras* lebten, erforderlich.

Ein zweites Beispiel für Konvergenz bietet die bündelförmige Vereinigung der Außenrippen an den Außenknoten (vgl. Fig. 10 untere Reihe), die statistisch durch die Bündelungsziffer (siehe oben) erfaßt wird. Aus Fig. 13, die den zeitlichen Verlauf dieser Größe für alle fünf Reihen gibt, geht hervor, wie die Bündelung — abgesehen von einem verfrühten Auftreten im *lithuanicum*-Stamm, das noch näher zu untersuchen ist — in sämtlichen Linien fast gleichzeitig, etwa um 860 cm, einsetzt. Die Zahlenwerte steigen dann in sehr verschieden

schnellem Tempo an. Im *aculeatum*- und *lithuanicum*-Stamm werden sehr rasch Bündelungsziffern über 2 erreicht, *Jason* und *Gulielmi* kommen nicht ganz so hoch, *Pollux* gar bleibt auf ganz niedrigen Werten. Bei dieser letzten Form widerstreiten sich gewissermaßen zwei Ent-

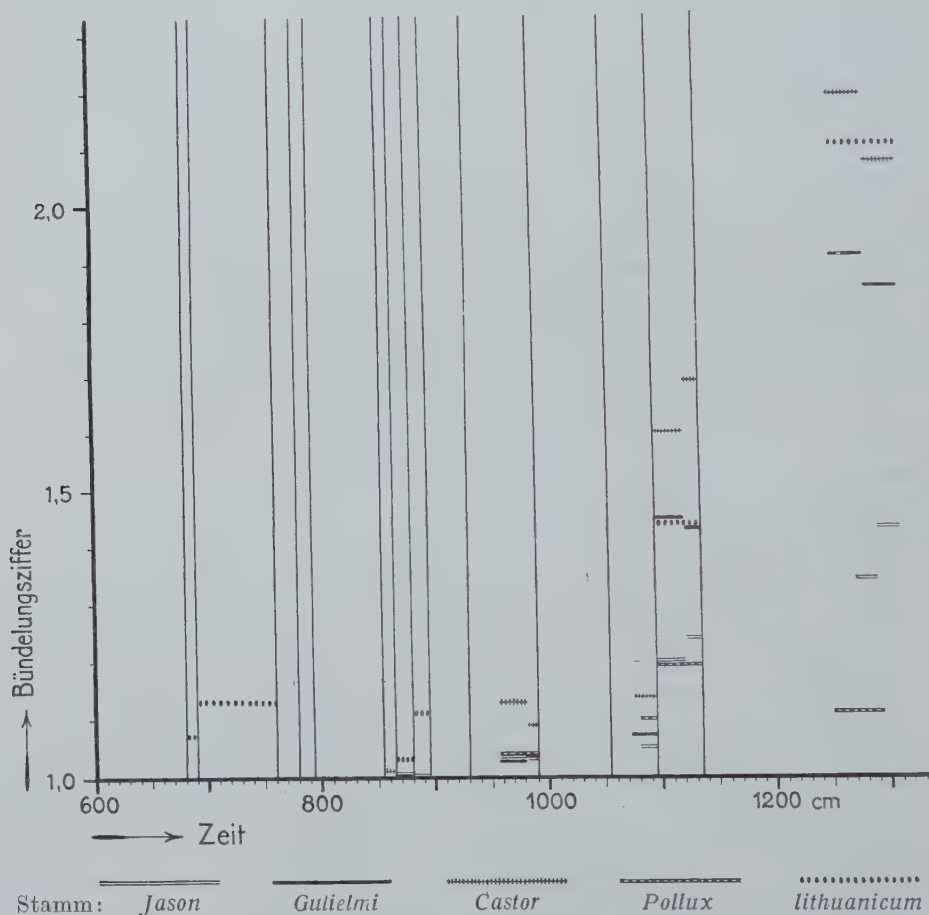


Fig. 13. Die konvergente Entwicklung der Bündelungsziffer in den einzelnen Stämmen

wicklungsrichtungen. Im letzten Abschnitt war gezeigt, daß der *Castor-Pollux*-Zweig zur Reduzierung der Außenrippen neigt, was in der Verkleinerung der Teilungsziffer zum Ausdruck kommt. Trotzdem kann sich *Pollux* der allgemeinen Tendenz zur Bündelung, die letzten Endes auf Rippenvermehrung hinausläuft, nicht entziehen. Diesen beiden

Entwicklungsrichtungen, die einander zuwiderlaufen, kommt der Organismus dadurch nach, daß er etwa eine mittlere Bahn einhält.

Ontogenie und Phylogenie

Die Ontogenie der Bündelungsziffer stellt Fig. 14 dar. Wie bei einem früheren Beispiel (der Teilungsziffer) kann man wieder in dem Ansteigen der Werte auf den Jugendwindungen eine Wiederholung der Stammesentwicklung erblicken, die ja auch auf eine höhere Bündelung hinausgeht. Aber die Mehrzahl der Kurven besitzt ein Maximum, da in den höheren Lebensaltern immer weniger Rippenbündel gebildet werden. Der phylogenetische Impuls wirkt sich demnach im erwachsenen Zustand am stärksten aus, während die Jugend- wie die Altersstadien

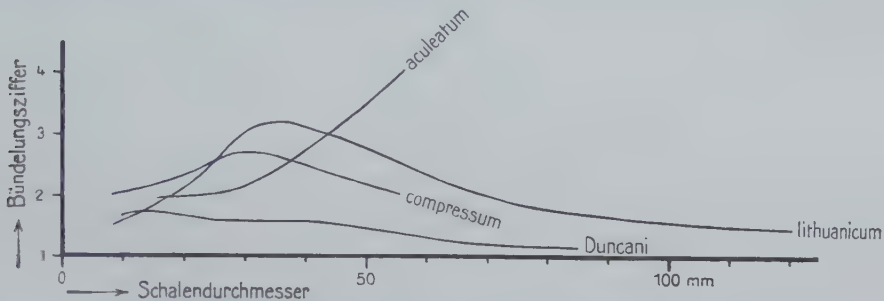


Fig. 14. Die Ontogenie der Bündelungsziffer in einigen Stämmen
Cosm. Duncani gehört zum *Jason*-Stamm
Cosm. compressum gehört zum *Gulielmi*-Stamm
Cosm. aculeatum gehört zum *Castor*-Stamm

sich morphologisch wieder den Ahnenformen nähern. Von einer einfachen „Rekapitulation“ könnte man höchstens im *Castor*-Stamme sprechen, dessen Ontogenie von den übrigen erheblich abweicht. (*Pollux*, der nicht eingezeichnet ist, entwickelt sich ganz ähnlich wie *aculeatum*.)

Variationsbreite

Das zeitliche Verhalten der Variabilität gehorcht nicht selten der Regel, daß ein neu auftretendes Merkmal anfangs wenig variiert. Dann kommt eine Epoche, in der die Einzelwerte außerordentlich stark streuen, gewissermaßen, als ob der Organismus erst das richtige Verhältnis suche; schließlich folgt eine Zeit mit ruhiger Weiterentwicklung der Eigenschaft und geringer Variationsbreite. Zwei Tabellen mögen dies erläutern.

Die Formen des *Jason*-Stammes werden bis 855 cm noch glatt, erst von dann ab gehen die Außenrippen regelmäßig bis an den Endmundsaum durch. Angegeben ist die Rippenzahl auf dem letzten Umgang, die allmählich steigt und der Variationskoeffizient, der ein Maximum besitzt.

Tabelle 2

Zeitliche Veränderung der Variabilität bei der Zahl der Außenrippen im *Jason*-Stamm

Zeiträume cm	Zahl der Außenrippen auf 1 Umgang	Variationskoeffizient %
855	109,2 \pm 3,0	13,4 \pm 2,0
856 — 864	119,7 \pm 5,2	20,9 \pm 3,1
866 — 880	163,1 \pm 11,1	22,5 \pm 4,8
981 — 990	164,2 \pm 6,4	15,6 \pm 2,8
1080 — 1093	177,0 \pm 3,8	11,2 \pm 1,5
1121 — 1135	170,9 \pm 4,4	13,3 \pm 1,8

Das gleiche Verhalten zeigt die Bündelung, die im *Jason*-Stamme zur Zeit 855 cm aufzutreten beginnt und dann allmählich steigt.

Tabelle 3

Zeitliche Veränderung der Variabilität der Bündelung im *Jason*-Stamm

Zeiträume cm	Bündelungsziffer	Variationskoeffizient %
855 — 864	1,001 \pm 0,0005	0,3 \pm 0,04
865 — 880	1,005 \pm 0,001	1,0 \pm 0,1
1080 — 1093	1,05 \pm 0,01	3,9 \pm 0,5
1121 — 1135	1,24 \pm 0,02	10,0 \pm 1,4
1270 — 1290	1,34 \pm 0,03	9,6 \pm 1,6
1291 — 1310	1,43 \pm 0,04	8,5 \pm 2,0

III.

Die Darlegungen dürften den Nachweis dafür erbracht haben, daß es auch auf dem hypothesenreichen Gebiete der Phylogenie möglich ist, objektive und exakte Ergebnisse zu erreichen. Resultate von allgemeinerer Bedeutung kann die Methode der statistischen Biostratigraphie heute noch nicht aufweisen, denn die eine bislang untersuchte Tiergruppe erlaubt nicht zu entscheiden, was nur individuelle und was gesetzmäßige Bedeutung beanspruchen kann. So müßten vor allem die Probleme der Konvergenzen und der Aufspaltung von Stammreihen auf breiterer Basis verfolgt werden. Als feststehend darf man wohl ansehen, daß die Entwicklung, statistisch betrachtet, kontinuierlich fortschreitet; das schließt natürlich nicht aus, daß sprunghafte Mutationen, die bald hier, bald dort in der Folge der Generationen auftreten, nicht doch eine Rolle spielen könnten.

L'Inversion expérimentale et autonome des Caractères sexuels primaires de la Poule domestique et la Cytologie sexuelle

F. Caridroit

Station Physiologique du Collège de France, Paris

Résumé

Il apparaît de temps en temps dans les élevages, des poules qui prennent brusquement les attributs mâles. Nous avons étudié avec Pézard quelques-uns de ces animaux décrits sous le nom de gynandromorphes, d'intersexués, d'hermaphrodites. Il existe toujours à gauche un ovaire plus ou moins transformé en testicule et, parfois à droite, un testicule. Un certain nombre d'auteurs ont attribué ces changements de sexes à des anomalies chromosomiques.

Nos expériences de ces dernières années ont démontré qu'il n'y a rien là d'exceptionnel. Nous avons trouvé que tout ovaire de poule peut se transformer expérimentalement en testicule par la réduction du nombre d'ovules de la glande. L'étude histologique de ces gonades interséxuées nous a permis de voir que les cellules évoluant dans le sens mâle proviennent des restes des premiers cordons épithéliaux apparus dans l'ébauche génitale ou de l'épithélium ovarien.

Tout récemment nous avons réussi à confirmer la possibilité de faire apparaître, chez la poule, la gonade droite qui évolue en testicule. Dans ce cas nous avons même observé la formation de spermatozoïdes.

Conclusion. — En admettant que le sexe de la poule soit déterminé par le groupement chromosomique XY et celui du coq par le groupement XX, il est difficile de comprendre que des cellules de la poule évoluent dans le sens mâle. Il faut alors penser que chez la poule adulte la constitution chromosomique n'a plus d'influence sur la sexualité des cellules et qu'aussi, chez l'embryon, il en a été ainsi jusqu'au 9^e jour d'incubation, moment de la régression des cordons épithéliaux de première prolifération dans l'ébauche génitale.

Die Säuglingssterblichkeit in Bari (Italien)

Vincenzo Castrilli

Kgl. Universität in Bari

Übersetzung von Dr. Stephan Wurzinger

Assistent am Säuglingsheim in München

Selbst wenn man die Erscheinung der Säuglingssterblichkeit nur in den enge gezogenen Grenzen von der Geburt bis zu einem Jahr untersucht, findet man so hohe Zahlen und so wichtige und widersprechende Fragen, daß es nicht unberechtigt und nutzlos erscheint, die statistischen Methoden für solche Zwecke heranzuziehen.

Allerdings fehlt es nicht an derartigen Arbeiten, die sich mit der Sterblichkeit in so jungem Alter befassen. Ebenso wenig könnte man behaupten, daß ein zum Studium und genauen Untersuchungen geeignetes Beobachtungsmaterial darüber vorliegt.

Mehrmals haben die Autoren, entweder einzeln oder auf Kongressen¹⁾ auf die Unvollkommenheit jener statistischen Methoden hingewiesen, bei denen die Gesamtsterblichkeit aller Kinder unter einem Jahr berechnet war, und haben die Forderung ausgedrückt, daß man in kleinere und genauere Untergruppen einteilen solle.

Solche Altersklassen würden jedoch unsere Aufmerksamkeit ziemlich wenig beanspruchen, wenn sie nur die Verteilung der Gestorbenen auf die einzelnen Altersstufen des 1. Lebensjahres erkennen ließen. Es kommt vielmehr auf eine Korrelation innerhalb dieser Klassen mit verschiedenen anderen Elementen, besonders der Todesursache an.

Man nimmt bekanntlich an, daß zwei verschiedene Faktoren die Höhe der Säuglingssterblichkeit beeinflussen:

1. die pränatalen, d. h. die von den Umweltbedingungen der Mutter abhängigen Faktoren, und

¹⁾ Bulletin international de la protection de l'enfance. No. 55, 31. Januar 1927.

2. die postnatalen Faktoren, d. h. die Bedingungen, unter denen der Neugeborene lebt.

Die ersteren umfassen besonders die fetalen Krankheiten, die angeborenen Schäden, sowie die Frühgeburt und würden daher die Haupttodesursache der zwei ersten Monatshälften bilden. Die letzteren hingegen sind für die Todesfälle an Krankheiten der Atmungsorgane und an Ernährungsstörungen im Alter über einem Monat verantwortlich zu machen.

Auf Grund französischer und englischer Statistiken und in Übereinstimmung mit den Ergebnissen anderer Autoren hat ein italienischer Statistiker¹⁾ festgestellt, daß die Variabilität der Sterblichkeitsziffer der ersten Wochen, wie man sie aus Reihen von Kindern gegensätzlicher Umweltbedingungen berechnet, so klein ist, daß den pränatalen Faktoren wohl kaum ein wesentlicher Einfluß auf die Gestaltung der Sterblichkeitsziffer von der Geburt bis 1 Jahr zukommen kann. Daher hat er die Ansicht vertreten, daß für jede Frau, unabhängig von den Umwelteinflüssen, unter denen ihre Gravidität verläuft, die gleiche Wahrscheinlichkeit besteht, Kinder zu bekommen, die bereits in den ersten Lebenstagen zugrunde gehen. Er hat jedoch beobachtet, daß die Höhe der Sterblichkeitsziffer von der Geburt bis zum vollendeten ersten Lebensjahr, die durch die Häufigkeit der Todesfälle nach den ersten 14 Tagen oder nach dem ersten Monat bestimmt wird, in gleichem Maße durch Krankheiten der Atmungsorgane und vor allem durch Ernährungsstörungen bedingt ist.

Es würde zu weit führen, die Einschränkungen darzulegen, die ein Mißverständnis oder eine übertriebene Bedeutung einer solchen Feststellung ausschließen. Wie man jedoch darüber denken mag, außer Zweifel steht die Notwendigkeit, die Ergebnisse jenes Autors einer Nachprüfung mit einem anderen Material zu unterziehen.

Diesem Zwecke gerade ist eine Untersuchung gewidmet, die das von mir geleitete Statistische Institut der Königl. Universität in Bari (Italien) begonnen hat. Sie befaßt sich mit der Säuglingssterblichkeit im ersten Lebensjahr während des dreijährigen Zeitraumes von 1925 bis 1927.

Die Arbeit, die auf Grund der statistischen Aufzeichnungen durch Herrn Nicola Sautoro meines Institutes ausgeführt wurde, ist bis jetzt nur für das Jahr 1926 fertiggestellt. Er ging in der Weise vor,

¹⁾ Franco Savorgnan: *Demografia di guerra e altri saggi*. Zanichelli editore, Bologna. pag. 85.

daß er alle aus den Registern schöpfbaren Aufzeichnungen benutzte. So ordnete er die Säuglingssterblichkeit nach ihren Ursachen und dem Kindesalter an (Tag für Tag innerhalb des ersten Monats, Monat für Monat bis zum Ende des ersten Jahres), ferner nach Geschlecht, Legitimität oder Illegitimität, und endlich nach den Wohnungsverhältnissen. Hinsichtlich dieses letztgenannten Elementes muß ich anführen, daß die gesammelten Unterlagen nach Stadtvierteln unterschieden wurden. Und zwar wurden die drei Stadtviertel, die die Neustadt bilden (Murat, Orientale, Occidentale) der Altstadt (S. Nicola) gegenübergestellt.

Diese letztere, die von zwei Seiten vom Meere umgeben ist, beherbergt in ihrer alten Bauweise dicht beieinander hauptsächlich kleine Kaufleute und Seeleute. Dagegen hat sich die neben der Altstadt vor mehr als 100 Jahren entstandene Neustadt so rasch entwickelt, daß sie nunmehr nicht weniger als $\frac{3}{4}$ der ganzen Bevölkerung zählt. Entsprechend den neuesten Feststellungen der Gemeinde beläuft sich die Zahl der Einwohner der ganzen Stadt auf ungefähr 150 000 Seelen.

Wegen der Verschiedenheit der häuslichen und hygienischen Bedingungen, sowie des sozialen Milieus der Bewohner sind die beiden Teile der Stadt für eine Studie über den Einfluß der Umwelt auf die Säuglingssterblichkeit selbstverständlich sehr geeignet. Das Interesse an der Untersuchung wird von der Tatsache unterstützt, daß Bari zu den italienischen Großstädten gehört, in denen man eine höhere Geburtenhäufigkeit mit einer entsprechend hohen Säuglingssterblichkeit beobachtet.

Da — wie oben angedeutet — die Untersuchungen noch nicht abgeschlossen sind, und mir die Gelegenheit fehlt, endgültige Zahlen nennen zu können, werde ich mich auf die Folgerungen beschränken, die man scheinbar aus dem bisher vorliegenden Material ziehen kann:

1. Von der Geburt bis zum Ende des ersten Monats ist in der Altstadt die Säuglingssterblichkeit wesentlich höher als in der Neustadt. Dieses Ergebnis bestätigt die erste der beiden Beobachtungen des oben erwähnten Autors. Hingegen steht es scheinbar in einem gewissen Widerspruch zu ihnen, wenn man die verschiedenartigen Todesursachen berücksichtigt. Man kann nämlich beobachten, daß die Sterblichkeitsziffer, die von den sogenannten pränatalen Faktoren bedingt ist, keinen Unterschied in den beiden Teilen der Stadt aufweist. Die Differenz bei Betrachtung der Gesamtsterblichkeit ist bedingt von einer höheren Sterblichkeit der Neugeborenen in der Altstadt in den zwei

- ersten Lebenswochen infolge von Erkrankungen der Atmungsorgane und besonders der Ernährungsstörungen.
2. Sowohl im ersten Monat als auch im ganzen ersten Lebensjahr bietet die Sterblichkeitsziffer an fetalen Krankheiten, angeborenen Anomalien usw. nicht nur Unterschiede zwischen beiden Teilen der Stadt, sondern weicht nur wenig von jener anderer Beobachter und verschiedener Bedingungen ab.

Besonders im alten Teil der Stadt sind die Sterblichkeitsziffern an Erkrankungen der Atmungsorgane und Ernährungsstörungen wesentlich höher als in anderen italienischen Großstädten, was eine höhere Gesamtsterblichkeit als anderswo zur Folge hat. So kann man, wenn man den Vergleich nur auf die Großstädte des südöstlichen Teiles Italiens (Taranto) ausdehnt, feststellen, daß die dortige niedrigere Säuglingssterblichkeit hauptsächlich auf eine geringere Häufigkeit der Todesfälle an Krankheiten der Atmungsorgane und Ernährungsstörungen zurückzuführen ist.

Betrachtet man die Variabilität der Sterblichkeitsziffern während der Perioden 0—1 Monat und der folgenden Monate bis zum vollendeten ersten Lebensjahr unter Berücksichtigung der verschiedenen Todesursachen, so kann man feststellen:

1. daß der Anteil, der von der Entwicklung des Neugeborenen abhängig ist und der im ersten Lebensmonat ein Maximum zeigt, in den folgenden Altersstufen rasch abfällt. Das ist eigentlich selbstverständlich und wird auch von allen Statistikern anerkannt;
2. und der Anteil der Todesfälle an Krankheiten der Atmungsorgane und Ernährungsstörungen dagegen mit zunehmendem Alter der Säuglinge, besonders vom fünften Lebensmonat, ansteigt.

Trotzdem handelt es sich hierbei um eine erwähnenswerte Eigentümlichkeit, insofern als ein solcher Verlauf sich durch die Tatsache erklären läßt, daß nach den beiden ersten Wochen oder dem ersten Lebensmonat das Kind in steigendem Maße den Umwelteinflüssen ausgesetzt ist.

Die bemerkenswerte Anhäufung der an Ernährungsstörungen Gestorbenen ist daher im vorliegenden Falle ein sehr wichtiger Gradmesser für die ungünstigen Umweltbedingungen des Kindes. Im allgemeinen wird unter den verschiedenartigen Faktoren hoher Säuglingssterblichkeit als der entscheidendste die künstliche Ernährung gehalten¹⁾. Man

¹⁾ E. Feer: *Trattato di Pediatria* (Parte generale di M. Thiemich †) II edizione italiana. Vallardi, Milano, 1924. pag. 84.

hat nämlich gefunden, daß diejenigen Säuglinge, die mit Frauenmilch ernährt waren, eine wesentlich geringere Sterblichkeit aufwiesen als die künstlich ernährten. Dazu kommt noch, daß die an der Mutterbrust aufgezogenen Kinder nicht so leicht der Sommersterblichkeit unterliegen.

Um uns die Erscheinungen zu erklären, die aus den bisher in Bari gesammelten Zahlen hervorgehen, müssen wir die Reihenfolge der Wichtigkeit der Faktoren der Säuglingssterblichkeit ändern, insofern als in Bari, besonders im alten Teile der Stadt, die Ernährung an der Mutterbrust fast ausnahmslose Regel ist. Wenn sich daher diese vorteilhaften Bedingungen für die Neugeborenen in der Sterblichkeitsziffer an Ernährungsstörungen und besonders an der in den Sommermonaten gehäuft auftretenden Intoxikation nicht widerspiegeln, so hat man sich zu fragen, ob zur Entstehung dieser Krankheiten nicht das Hauptgewicht auf toxisch-infektiöse Faktoren zu legen sei, und ob man in diesem Falle nicht eine Bestätigung der Ätiologie der Ernährungsstörungen erblicken darf, wie sie auf dem Pädiaterkongreß in Mailand im Jahre 1924 dargestellt wurde¹⁾.

Ich hoffe, daß man aus dem noch unbearbeiteten statistischen Material und bei späterer Nachprüfung des Sachverhaltes bessere Schlüsse ziehen können wird, als es diese kurze, vorläufige Mitteilung gestattet, die bei weiterer Ausdehnung den Rahmen eines Referates überschritten hätte.

¹⁾ Prof. Salvatore Maggiore: Sepsi dei lattanti e suoi rapporti coi disturbi di nutrizione. Atti dell' XI congresso pediatrico italiano.

La Mutation chez les Champignons

Fernand Chodat

Institut Botanique de l'Université de Genève

Résumé

L'auteur a constaté au cours de recherches faites à partir de nombreuses conidies isolées une à une, et cultivées séparément, que certaines d'entr'elles produisent des mycelium sectoriens; il a pu voir, par sélections des conidies apparues dans le secteur muté, se maintenir la nouvelle forme au cours des générations suivantes. Toutes les conidies sélectionnées à partir des secteurs mutés ne donneront pas naissance d'une manière absolue à une descendance identique. Une faible proportion d'entr'elles fourniront de nouveaux mycelium à secteurs. Ces différents mutants, ordonnés selon leur degré de ressemblance, ne constituent pas une série phylogénétique, ce qui montre bien que la mutation apparaît comme accidentelle et désordonnée.

Phénotypiquement ces différentes lignées se présentent selon les milieux sous des apparences variées. Mais, cultivées sur un milieu type, leur différence génotypique se maintient telle qu'elle était à l'origine. Certaines races, montrent après mutation une remarquable stabilité génotypique; d'autres au contraire sont instables et, sans retourner au type dont elles sont issues tendent vers la forme primitive.

Ces recherches ont été faites dans le genre *Aspergillus*, espèce *ochraceus* et dans le genre *Phoma* espèce *alternariacearum*.

L'auteur a comparé ces mutations à celles qui ont été observées dans les lignées pures. On connaît des groupes tout entiers d'êtres inférieurs chez lesquels on n'a pu montrer jusqu'à présent aucune trace de sexualité: Schizomycètes, Schizophycées, Protococcacées autosporées. Les nombreuses lignées pures, que de rigoureuses études ont prouvées dans ces groupes, n'ont d'origine explicable que par la mutation. Si, au cours de la diacynèse chez les plantes sexuées, à la réduction chromatique, il peut se faire comme on l'admet souvent des „crossing-over“ ou des erreurs,

on ne voit pas pourquoi chez des organismes asexués, ou, au cours du stade conidial d'un champignon sexué, de semblables accidents ne pourraient se produire pendant la mitose et amener une déviation du type. L'auteur, pense au contraire, qu'il est tout aussi essentiel pour la théorie générale du phylétisme, de poursuivre des mutations d'êtres asexués (sports) ou de champignons imparfaits, que celles des organismes sexués, chez lesquels il se fait le plus souvent, par le jeu de la diacynèse, une régulation automatique, par la quelle les aberrations sont ramenées au type habituel. La présence de mutations dans des appareils asexués ou dans un stade végétatif, généralise le problème de la mutation. On tend ainsi à expliquer en dehors de toute amphimixie, l'origine des nombreuses races élémentaires des hyphomycètes et des organismes unicellulaires asexués.

Les Clones chez les Algues inférieures

R. Chodat

Institut Botanique de l'Université de Genève

Depuis la redécouverte des principes de Mendel, la génétique s'est surtout occupée de l'analyse des facteurs et de leur distribution par le moyen des croisements. C'est en effet la méthode la plus adéquate pour suivre, dans leur répartition, les facteurs que l'on suppose résider dans les chromosomes et qui, par le mécanisme de la réduction, sont dévolus aux descendants, selon des règles relativement simples, lorsque l'on ne considère que l'une ou l'autre des propriétés. En plus des potentialités exprimées morphologiquement ou physiologiquement, le croisement fait découvrir des facteurs cryptomères qui, dominés dans l'un ou l'autre des parents ou chez tous deux, arrivent, par l'effet de nouvelles distributions, à se manifester visiblement, nous montrant que la morphologie exprimée n'est qu'une part de la morphologie potentielle. D'autre part, les règles mendéliennes et les proportions selon lesquelles se transmettent les caractères dans la descendance nous ont fait connaître qu'une même morphose peut être déterminée par plusieurs facteurs agissant dans un même sens, chacun d'eux étant par lui-même suffisant, ou, au contraire, leur association amenant à une sommation qui se traduit par un renforcement du caractère exprimé. On en est ainsi arrivé peu à peu à apporter son attention presque exclusivement sur les combinaisons qui résultent des croisements, sur la constance ou l'inconstance des déterminants qu'on suppose logés dans les chromosomes et quand même on reconnaît tacitement que le croisement n'est pas la seule raison de la variation de la composition des chromosomes, quant au nombre et à la qualité des gènes qu'ils contiennent ou de la situation que ces derniers occupent le long du chromosome, c'est bien plus la redistribution de ces particules représentatives que l'on a considéré, plutôt que le fait de leurs modifications et de la fréquence de ces modifications. Certains sont même allés jusqu'à prétendre que

toute nouveauté naît par croisement, ces nouveautés ayant donc comme origine l'hybridation.

Depuis de longues années, je m'occupe de cette question de l'origine des formes chez les algues inférieures essayant d'approcher de la solution de ce difficile problème en dehors de toute intervention de la sexualité et par conséquent du croisement. J'ai en effet depuis près de trente années, sélectionné un grand nombre d'espèces d'algues unicellulaires, portant surtout mon attention sur quelques genres particulièrement critiques, de manière à serrer de plus près le problème de la spécificité et de connaître, aussi chez ces unicellulaires, les limites de la différenciation génotypique. Je me suis peu à peu aperçu, par la méthode d'analyse, que là où au début, par la seule inspection microscopique, je ne reconnaissais qu'une seule espèce morphologique, j'arrivais insensiblement à posséder de ce même type morphologique un nombre plus ou moins considérable de formes parallèles que les méthodes de culture m'amenaient peu à peu à distinguer. En effet, des espèces qui, au point de vue du microscope, paraissaient être identiques pour ce qui est de la dimension, de la nature de la membrane et du contenu cellulaire, cultivées sur un milieu standardisé, révélaient au bout d'un certain temps, non seulement par leur vitesse de croissance inégale, non seulement par l'inégalité de l'intensité de la formation de leur chlorophylle, mais tout aussi souvent par l'apparition d'un pigment surnuméraire, comme la carotène, la xanthophylle et d'autres pigments diversement colorés, tout aussi souvent par une morphologie culturale, spécifique pour chaque espèce, une nature différente: disque lisse, uniforme, zoné, brillant, visqueux, granulé, céracé etc. etc., à tel point que ce qui paraissait identique sous le microscope, se traduisait par le faciès de culture, totalement différent. C'est ainsi que la plante nommée *Chlorella vulgaris* que chaque algologue de l'ancienne école croît reconnaître avec certitude par l'inspection au microscope, est représenté dans mes cultures par plusieurs dizaines d'espèces, si différentes les unes des autres, par leur morphologie culturale, que le plus inhabile des observateurs les distinguerait du premier coup d'oeil. Ces mêmes espèces cultivées dans des solutions minérales se présentent avec une remarquable uniformité si les conditions de culture sont balancées; il en est de même des cultures sur gélose, additionnées d'une solution nutritive minérale. Mais si l'on se sert du milieu agar, additionné d'un excès de glycose, sur ce milieu où les rapports de l'azote et du carbone ne sont pas équilibrés, chaque espèce distincte exhibe un comportement particulier, si

particulier qu'il équivaut aux différences que les morphologistes et les systématiciens considèrent, chez les plantes supérieures, comme les caractéristiques d'espèces de premier ordre.

Je ne saurais assez insister sur ce point que ces aspects différents ne sont pas, ainsi que le croient quelques attardés de l'algologie traditionnelle, des caractères physiologiques comme ils se plaisent à le dire, mais de véritables différences morphologiques, car le mode de croissance d'un ensemble constitué par des particules supposées toutes égales, est en tous points comparable à la morphose exhibée par un être pluricellulaire, lui aussi, constitué par un ensemble de cellules potentiellement de même valeur. Ainsi, les méthodes de culture nous ont révélé une variété insoupçonnée d'organismes unicellulaires. Les trente espèces de *Chlorella* que j'ai l'honneur de présenter au Congrès, sont assez différentes les unes des autres pour qu'il soit inutile d'insister davantage. Chaque nouvelle sélection fait connaître de nouvelles espèces, lesquelles, d'ailleurs, ne peuvent être identifiées qu'après les avoir soumises au traitement indiqué. On peut donc, en principe, supposer que leur nombre est illimité. En poussant plus avant ces recherches, j'ai reconnu qu'autour de chaque espèce élémentaire, prise comme point de départ et révélée par le mode de culture, se disposent un certain nombre d'espèces, constituant, entre deux extrêmes, une sorte de gradation: ces deux extrêmes étant p. ex. un disque qui se maintient uniformément vert pendant toute la durée de l'expérience (plusieurs mois) et un autre disque qui, dans le même temps, devient uniformément jaune-canari. entre ces deux espèces une série de formes intermédiaires constituant comme des échelons entre les deux limites. C'est ce qu'il est aisé de voir dans les cultures que je sou mets à votre appréciation et que l'inspection au microscope amènerait à identifier au *Chlorella vulgaris* de Beijerinck. C'est ce que j'ai aussi montré dans une monographie récente du genre *Scenedesmus*. Il me serait tout aussi facile de vous le montrer dans le genre *Protococcus*, où les espèces exhibent, dans les mêmes conditions de culture, sensiblement la même morphologie cellulaire, ce qui les fait paraître identiques, mais manifestent en culture sur agar des différences si essentielles qu'un observateur non prévenu, s'étonnerait qu'on veuille réunir toutes ces formes dans un seul et même genre. J'ai disposé sur la table une série de ces espèces pour vous montrer l'intensité de la différenciation spécifique, dans ce genre, sur lequel les systématiciens se sont combattus depuis près d'un siècle. On a des espèces qui ne supportent pas, sur milieu solide, une nourriture organique (*Protococcus*

vulgaris, anciennement *Pleurococcus vulgaris*), celles qui réussissent sur les milieux organiques mais qui y meurent bientôt comme empoisonnées par les produits de leur métabolisme. Celles qui sur ces milieux agarisés additionnés de sucre, y produisent des disques solides. Enfin un groupe d'espèces, relié au type précédent, et dont les disques visqueux se manifestent plus fluides, jusqu'aux formes liquides déliquescentes. Une analyse analogue appliquée aux gonidies des lichens (*Cystococcus*) révèle que, par exemple, dans le genre *Cladonia*, d'espèce à espèce lichénique, les gonidies qui, sous le microscope, paraissaient identiques se manifestant en culture par une morphologie raciale, nettement distinctes les unes des autres. On peut dès lors établir des séries d'espèces homologues dont la constance culturale, est tout à fait comparable à celle de la lignée pure chez les plantes Phanérogames. On est dès lors en droit de se demander quel est l'origine de ces nombreuses formes élémentaires, qui à mesure que la sélection avance sont réunies par un plus grand nombre de degrés intermédiaires. La constance de chacune de ces lignées n'est par illusoire: pour certaines d'entre elles j'ai des séries de cultures qui se sont suivies depuis plus de trente ans. Et voici qu'une contradiction apparaît. Chacune de ces lignées garde avec tenacité, multipliées par repiquage, le caractère cultural par lequel on l'avait définie au début. On peut donc dire que pratiquement chacune des ces espèces est invariable. D'autre part on est bien forcé d'imaginer que ces séries ne peuvent se produire que par écarts d'un type précédent, par une mutation plus ou moins importante qui permet de la distinguer de l'espèce voisine.

Mais comme les cellules, sous le microscope, sont, pour les espèces appartenant à une même série, apparemment identiques, l'écart qui s'est produit, dans le capital génétique, a du être extrêmement faible puisque, dans les genres qui nous occupent en ce moment, il n'affecte point la morphologie cellulaire externe et interne; mais ces écarts se traduisent, lorsque l'on a laissé se multiplier le germe, par une morphose sociale, reconnaissable au premier abord. Il s'agit ici de la mise en évidence d'une faible déviation qui est magnifiée mille fois ou dix mille fois par rapport à sa valeur primitive, dans la société constituée par la croissance simultanée de millions de cellules. Les milieux standards utilisés nous permettent donc de reconnaître, dans l'espèce conjecturale, microscopique, notion conventionnelle des algologues descripteurs, un grand nombre d'espèces positives dont la morphologie sociale est comme inscrite sur le milieu de culture, à la façon d'une

courbe de variation lorsqu'on a mesuré un grand nombre d'organes homologues appartenant à une même lignée pure. De même que lorsqu'on a atteint à la lignée pure, les indices du polygone de variation restent les mêmes au cours des générations successives, de même ici la morphologie coloniale est l'expression de la loi des grands nombres dans un matériel homogène.

Je l'ai dit et répété dans plusieurs publications: au cours de réinoculation de trente années pour les espèces que j'ai le plus longtemps en culture pure, je n'ai pas su découvrir le signe d'une mutation évidente, ni l'indice d'une action héréditaire qui serait due au milieu. Que je cultive pendant des décades ces algues en culture pure sur un milieu solide (Agar) dépourvu de toute addition de matières organiques ou que j'élève la même algue sur un milieu solide additionné de glycose, les deux séries n'en sont nullement affectés, ce long passage par des conditions de nutriments opposées, dans l'un des cas autophytes dans le second saprophytes, n'a aucun effet sur leur constitution génotype. Ramenées sur le milieu inverse la culture exhibe, dans le même temps et avec la même intensité, les morphoses qui étaient caractéristiques pour l'espèce de ce milieu. Depuis maintenant trente ans je cultive le *Chlorella variegata*, saprophyte sur de l'agar sucré. Cette algue se présente sous sa forme incolore et se maintient incolore durant toute la durée de la culture sur ce milieu sucré. Réinoculé au bout de trois mois sur un nouveau milieu sucré, elle continue à rester étiolée et ainsi de suite pendant cette longue série d'années. On pourrait supposer qu'au cours de ces milliers de générations, sous l'influence de cette nourriture hydrocarbonnée, une tendance génotypique à la vie saprophytique exclusive se serait développée dans cette lignée. Mais transportée sur de l'agar dépourvu de sucre elle produit de nouveau de la chlorophylle, comme si elle n'avait pas été sous l'influence de la vie saprophytique. On pourrait objecter que la remarquable constance, observée au cours de ces innombrables réinoculations, ne serait qu'illusoire et qu'en réalité, les germes auraient muté positivement ou négativement par rapport au caractère considéré et que, ces petites mutations étant positives ou négatives, minimales ou plus accentuées, la culture, dans son ensemble, conserverait sensiblement la même apparence. Supposons en effet, ce qui est, que selon le lieu dans la colonie, ou l'âge, chaque cellule contribue, par sa fluctuation, à donner à l'ensemble ce type moyen que nous appelons la morphose de la colonie, il va de soi que si ces aberrations individuelles ne sont pas trop accentuées, le

nombre des cas extrêmes sera faible par rapport aux cas intermédiaires. Supposons qu'en même temps, au cours des multiplications innombrables qui se suivent dans la constitution d'une colonie, de minimes mutations ou des mutations plus importantes se fassent réellement, il est plus que probable que ces petites déviations génotypiques ne seront pas de nature à influencer d'une manière visible ou évidente l'aspect général de la morphose coloniale, qui est une résultante, une espèce de polygone de variabilité, restant sensiblement le même, cette variabilité étant oscillante. Il devient dès lors très probable que si de petites mutations ont lieu réellement, elles échappent à l'observation, cachées qu'elles le sont par les fluctuations individuelles. Il ne semble dès lors pas trop audacieux, sur la base de ce qu'il vient d'être dit, de faire l'hypothèse suivante: De même que les fluctuations, dans un matériel supposé homogène, les petites mutations seront à tous les degrés, une moyenne d'écarts minimum et un très petit nombre d'écarts plus accentués, la mutation étant un accident, cet accident positif ou négatif dans un matériel extrêmement nombreux comme il est constitué par la population d'une colonie qui se chiffre par millions de cellules l'ensemble de ces écarts suit la loi de probabilité. Je n'ai pas le temps de développer ici comme il le conviendrait cette thèse que la mutation, considérée dans un ensemble, doit pouvoir se laisser exprimer par une courbe de probabilité, les écarts importants c'est à dire les extrêmes étant les plus rares. Or d'après ce qu'il a été dit, les mutations en petit sont cachées par les fluctuations et les écarts les plus accentués étant en nombre extrêmement réduits elles se perdent dans l'ensemble de la population.

Laissons ces considérations théoriques pour revenir aux faits et ceux-ci nous disent que la sélection nous fait connaître un assez grand nombre de variantes, de races élémentaires en un mot de clones que l'on peut mettre en évidence par les cultures comparatives sur un milieu standard. Cette multiplicité de clones distincts, parfois si rapprochés les uns des autres qu'on peut les disposer en série indique, sans nul doute, une commune origine (ce qui ne veut pas dire qu'elles se sont successivement engendrées selon l'ordre de leurs ressemblances puisque nous avons montré tout à l'heure que la mutation peut être à tous degrés, cfr. F. Chodat, 1926) et la plus distincte peut avoir été le produit d'une mutation plus accentuée mais tout aussi subite que l'écart moindre qui caractérise le clone à morphologie plus rapprochée du type supposé primitif.

L'absence totale de fécondation par staurogamie ou par pédogamie, très probablement aussi l'absence totale de fécondation par autogamie exclut, dans les séries d'algues que nous étudions, toute possibilité de mutation par croisement. L'existence ces clones distincts se rattachant progressivement et par petits sauts à une unité systématique, choisie arbitrairement je le veux bien, ne peut s'expliquer que par des accidents lors de la division cellulaire (nucléaire, sans doute). On ne voit pas de raisons plausibles pour penser que seul de tous les phénomènes biologiques, la division nucléaire se ferait d'une manière parfaitement équilibrée les deux noyaux fils résultants étant absolument identiques, la distribution des gènes étant absolument équitable; il est donc plus que probable qu'il nous faut attribuer l'origine des petites déviations génotypiques à des accidents, dont l'amplitude et la moyenne des écarts varient de clone en clone. Comment trouver la solution d'un problème si difficile, comment mettre en évidence la multiplicité des écarts dans une population telle qu'une colonie d'algues en culture? J'ai montré, au cours de cet exposé, qu'en choisissant des milieux standards on peut rendre visibles des écarts du type que le microscope est incapable de mettre en évidence. Les milieux standards seront donc calculés de manière à exagérer le déséquilibre nutritif; par exemple le rapport entre le carbone organique ou inorganique et la nutrition azotée. C'est ainsi que pour mettre en évidence de la manière la plus rapide et la plus intense la capacité de produire de la carotène, qui appartient à quelques unes de nos algues en culture pure, nous établissons des essais en série, la première contenant une solution Knop entière dans laquelle l'azote est en quantité normale; dans la seconde l'azote est au tiers, dans la troisième au dixième. Dans chacune de ces séries nous faisons varier la quantité de sucre, 0,5 — 1 — 2 — 3 — 4 — 5 % et nous trouvons que partout où le déséquilibre est le plus accentué, la carotène se forme avec une grande rapidité. Nous avons expérimenté à ce sujet des algues appartenant aux genres *Haematococcus*, *Scenedesmus*, *Chlorella* etc. et chez toutes exactement, à la même concentration azotée, l'effet a été le même. Ceci montre que le facteur carotinogène, rependant d'une manière absolument précise, est identique dans tous ces cas. On pourrait aussi faire varier d'autres facteurs tels que pouvoir osmotique, nature du milieu, température, lumière, pour déceler les différences qui échapperaient à l'observation en utilisant le milieu standard ordinaire. Mais cela ne suffirait pas pour montrer qu'il y a une mutation généralisée. A résoudre ce problème nous utilisons actuellement, et sur une

large échelle, l'isolement de cellules uniques, prélevées au moyen du microdissecteur de Janse et Peterffi: on prélève au moyen d'une micropipette cellule après cellule et celles-ci, transportées dans un milieu liquide ou solide, fournissent théoriquement autant de cultures que de cellules isolées (il y a un certain nombre d'insuccès, certaines des cellules isolées étant altérées durant le transport ou se desséchant sur le milieu solide avant d'avoir germé). On cherche ainsi à obtenir, par la répétition des prélèvements, les germes les plus aberrants, comme ceux qui le sont moins. On compare alors les cultures développées sur milieux standardisés; on note au début, comme au bout de plusieurs semaines, les différences, s'il y en a, mais on a bien soin de se souvenir que quelque peine que l'on ait prise pour que les flacons et les milieux de cultures soient strictement comparables, cette égalisation des conditions est difficile à réaliser. Pour éliminer ces erreurs systématiques on transporte alors les cultures supposées différentes, par leur coloration ou leur morphologie coloniale, dans un même flacon contenant un milieu solide et permettant ainsi de les maintenir séparées sur un milieu identique. L'expérience a montré que dans un même flacon les différentes cultures, repiquées d'un même triage, sont identiques. Cette constatation faite un très grand nombre de fois nous donne la garantie que, si la sélection par la micropipette a donné des résultats positifs, le transfert de ces lignées dans un même flacon permettra éventuellement de reconnaître de très faibles différences génotypiques. Des centaines de cultures de ce genre sont à l'étude et sans vouloir dès maintenant donner des résultats définitifs, je dois dire que les observations faites jusqu'à présent sont très encourageantes.

En résumé nous avons étudié dans le monde des algues inférieures par les méthodes de triage, à partir d'une cellule, un grand nombre d'espèces (actuellement plus que trois cents) en culture pure nous avons tout d'abord porté notre attention sur les genres dépourvus de sexualité et nous avons reconnu que chez ces clones, autour de chaque espèce considérée comme type, on peut disposer un certain nombre d'espèces secondaires, qui ne diffèrent de la première (pour un ou plusieurs caractères considérés) que par degrés. Ce qui indique, selon nous, une origine de ces espèces élémentaires par petites mutations. La plupart des différences entre les clones n'étant pas susceptibles d'être connues par moyen du microscope, on se sert de milieux standardisés, par lesquels les minimales différences qui les séparent, en tant que cellules génotypiquement distinctes, sont projetés sur l'échelle agrandie de la population.

Par un grand nombre de sélections, en prélevant un grand nombre de cellules isolées à partir des séries de cultures pures on cherche à découvrir les aberrations les plus marquées et par l'utilisation de milieux déséquilibrés, on favorise la manifestation (l'expression) des caractères cryptomères. Par ce moyen, on espère démontrer une théorie de la micromutation généralisée se faisant selon la loi de probabilité (accident). Par l'emploi de milieux déséquilibrés et normalisés on peut montrer si un caractère est représenté par un gène homologue, chacune des espèces étant capable de manifester son caractère cryptomère par une morphose culturale.

Der anatomische Blattbau und der Entwicklungsrhythmus einiger Weizensorten und Untersuchungen über ihre Modifizierbarkeit

(Vorläufige Mitteilung)

F. Christiansen-Weniger

Institut für Pflanzenbau und Pflanzenzüchtung
der Universität Breslau

(Mit 13 Textfiguren und 3 Kurven)

Je mehr unsere Getreidehochzuchten speziellen Verhältnissen angepaßt sind, desto stärker tritt für die Pflanzenzüchtung und den Pflanzenbau das Bedürfnis hervor, die besondere Leistungsfähigkeit der Sorten in ihrer ursächlichen Bedingtheit zu erfassen. Der Züchtung würden dadurch wertvolle Grundlagen für ihre Weiterarbeit geliefert und dem Pflanzenbau wären Richtlinien für die Anbaumethoden gegeben, um durch zweckmäßige Wahl und Beeinflussung der Umweltfaktoren die Höchstleistung jeder Sorte zu erzielen.

Die vorzutragenden Untersuchungen wurden an sechs Weizensorten durchgeführt, von denen zwei, der Griewener 104 und Berkners Kontinental-Dickkopf Nr. 55, hier zum Bericht herangezogen seien. Untersucht wurden der anatomische Blattbau, das Blattwachstum und der Entwicklungsrhythmus, unter dem hier der Gesamtwachstumsverlauf der Pflanzen und das Zusammenklingen der Entwicklung der einzelnen Organe verstanden sei. Unberücksichtigt blieb bisher aus technischen Gründen die Wurzel. Physiologische Experimente wurden noch nicht angestellt; denn es sollten hierfür durch die Untersuchungen im Sinne der physiologischen Pflanzenanatomie erst die Vorarbeiten geleistet werden.

Um festzustellen, inwieweit gefundene Unterschiede genetisch bedingt sind, wurden die Pflanzen, die reinen Linien entnommen waren,

im Zuchtgarten unter möglichst gleiche Bedingungen gebracht. Um aber auch gleichzeitig die Modifizierbarkeit der einzelnen untersuchten Größen zu erfassen, wurden die Sorten in den Jahren 1925 und 1927

Fig. 1—6: Crieowner 104

a) Epidermis der Unterseite (115:1)

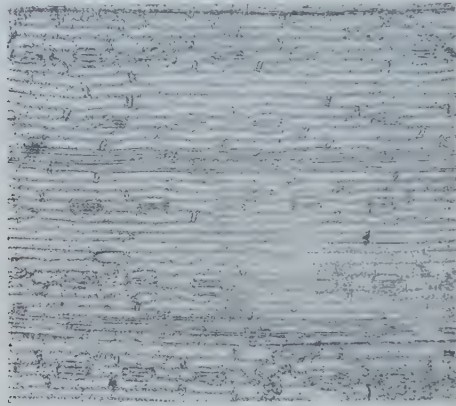


Fig. 1. 1. Blatt

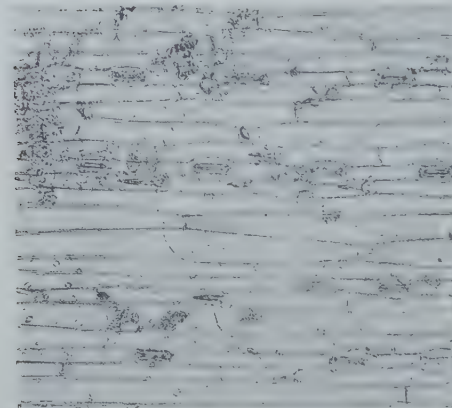


Fig. 2. 4. Blatt

geprüft und wurden 1925 nicht nur auf dem Versuchsgut Schwoitsch der Universität Breslau, sondern gleichzeitig auch im Glatzer Bergland in 300 und 600 m Meereshöhe gezogen. So ist es möglich, festzustellen, inwieweit Sortenunterschiede unter den verschiedenen Um-

weltsbedingungen überhaupt vorhanden sind und wie weit die einzelnen Merkmale durch veränderte Außeneinflüsse modifiziert werden.

Über die Einzelheiten der Untersuchungsmethodik möchte ich hier nicht berichten, sondern das in einer späteren ausführlichen Besprechung

b) Epidermis der Oberseite (115:1)

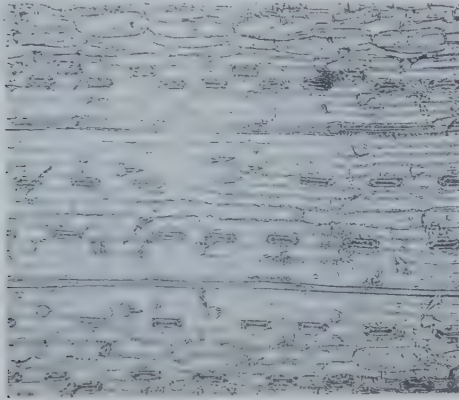


Fig. 3. 1. Blatt

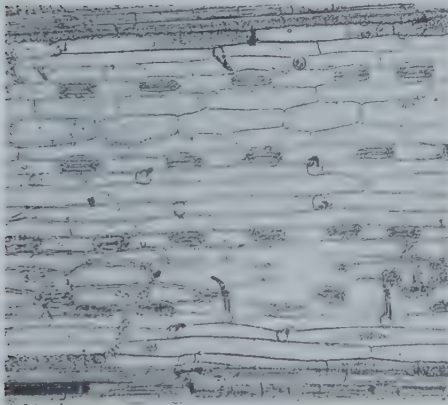


Fig. 4. 4. Blatt

nachholen. Hier sei nur kurz auf die Ergebnisse eingegangen und zwar in der Reihenfolge, daß zuerst der Blattbau der verschieden hoch inserierten Blätter einer Pflanze, dann seine Modifizierbarkeit und die Verschiedenheit bei den beiden untersuchten Sorten beschrieben sei; dar-

an anschließend soll die Entwicklung der tätigen Blattfläche und der Ähre beim Kontinentaldickkopf dargestellt und ihr die beim Crieowner 104 gegenübergestellt werden.

Die anatomische Untersuchung der verschieden hoch inserierten Blätter ergibt, worauf auch schon von anderer Seite hingewiesen wurde, eine eindeutige Beziehung. Je früher ein Blatt angelegt ist, desto hygrophiler ist sein Bau, je später es sich entwickelt, desto xerophiler ist es.

c) Blattquerschnitt (115:1)

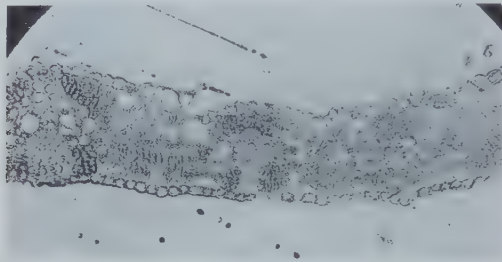


Fig. 5. 1. Blatt

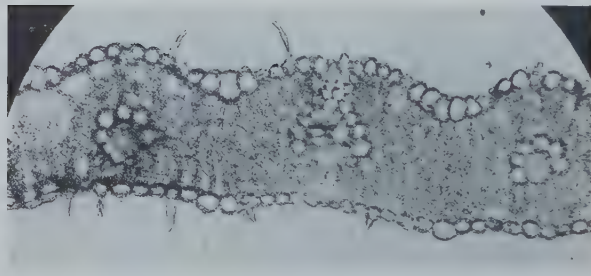


Fig. 6. 4. Blatt

Mit steigender Insertionshöhe werden die Blätter dünner, das Mesophyll, das zuerst isodiametrisch gebaut ist, wird mehr und mehr zu einem typischen Pallisadengewebe. Die Zellen der Epidermen werden schmaler, die Zahl der Spaltöffnungen steigt, zwischen den Zellen treten Kurzzellen auf. Der Unterschied zwischen der Epidermis der Ober- und der Unterseite wird immer stärker. Die Verdickung und eventuelle Wellung der Zellwände, die den ersten Blättern fehlen, werden sehr stark. So entwickelt sich das Weizenblatt — wahrscheinlich gilt das auch für die übrigen Gramineen — aus dem hygrophilen Blatt des

Winters und Frühjahrs zum xerophilen Blatt des Sommers. Die Reihe ist dabei so gleichmäßig, daß es möglich ist, die Blätter einer Pflanze durch die mikroskopische Untersuchung der Epidermen oder des Querschnittes entsprechend ihrer Insertionshöhe zu ordnen. Das zeigen auch die Fig. 1—6. Hier sind allerdings, um die Unterschiede stärker hervortreten zu lassen, nur das 1. und 4. Blatt einander gegenübergestellt. Dagegen gibt Tabelle I einige der bei der Untersuchung festgestellten Maße in fortlaufender Reihe für das 1.—4. Blatt der beiden Weizen wieder. Die Blattzählung erfolgt aus technischen Gründen von oben nach unten, so daß das zuletzt entwickelte und höchst inserierte Blatt die Nummer 1 erhält.

Tabelle I

		0 1. Bl. U		0 2. Bl. U		0 3. Bl. U		0 4. Bl. U	
Stomata pro qmm:	55:	61	49	51	41	45	39	46	37
	104:	62	48	53	44	51	43	46	39
Länge der Stomata in μ :	55:	46	45	61	60	64	63	68	64
	104:	58	57	63	58	64	61	66	64
Breite der Stomata in μ :	55:	32	31	34	35	33	35	34	36
	104:	32	34	34	36	34	37	34	38
Gefäßbündel pro cm:	55:	33,9		30,3		28,9		31,0	
	104:	40,0		31,4		33,2		30,1	
Blattdicke in μ :	55:	161,4		182,8		189,1		200,0	
	104:	181,2		204,6		211,6		224,0	

Die Modifizierbarkeit der einzelnen Merkmale wurde, wie oben gesagt, dadurch geprüft, daß die Weizen 1925- und 1927 in Schwoitsch und 1925 außerdem noch in Glatz in 300 m und 600 m über N.N. angebaut wurden. Vom Criewener 104 stand 1925 außerdem noch Material aus Teutschenthal bei Halle, aus Wirchenblatt in der Lausitz und aus Dahmsdorf in der Mark zur Verfügung. Ordnet man die Anbaugelände unter Berücksichtigung der Bodenqualität von trocknen wärmeren zu feuchten kühleren Standorten, so ergibt sich folgende Reihe: Dahmsdorf, Schwoitsch 1925, Wirchenblatt, Teutschenthal, Schwoitsch 1927, Glatz 300 m und Glatz 600 m.

Beim Vergleich der homologen Blätter der unter verschiedenen Bedingungen gewachsenen Pflanzen der gleichen Linie ergibt sich eine deutliche Richtung der Modifikation. Mit zunehmender Feuchtigkeit

und sinkender Temperatur wird der Blattbau immer hygrophiler. Die Blätter werden dicker, so ergaben die Messungen beim 55 z. B. folgende Blattdicken für die ersten Blätter aus Schwoitsch 1925, 1927, Glatz 300 m und 600 m: 0,158 mm, 0,161 mm, 0,179 mm und 0,219 mm. Die

Epidermis der Unterseite 2. Blatt. a) Crieuener 104

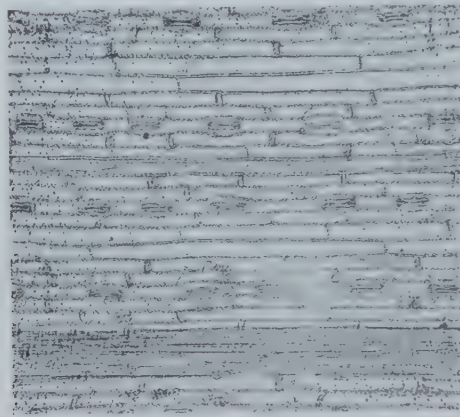


Fig. 7. Schwoitsch 1927

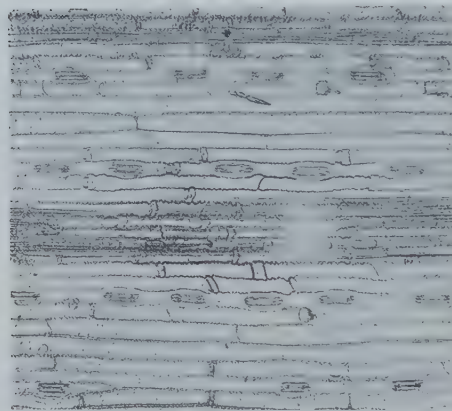


Fig. 8. Glatz 300 m

Verdickung der Epidermiszellwände verschwindet allmählich, die Zellen werden breiter usw. Die Fig. 7—9 zeigen die Epidermen der Unterseite von je einem zweiten Blatt des Crieuener 104 aus Schwoitsch, Glatz 300 m und Glatz 600 m.

Das Klima wirkt also entweder begünstigend oder hemmend auf die Ausbildung des xerophilen Charakters der höher inserierten Blätter. So kommt es, daß ein erstes oder zweites Blatt aus 600 m Meereshöhe dem 3. oder 4. Blatt der gleichen Weizens in der Ebene ähnlich ist.



Fig. 9. Glatz 600 m

b, Berkners 55

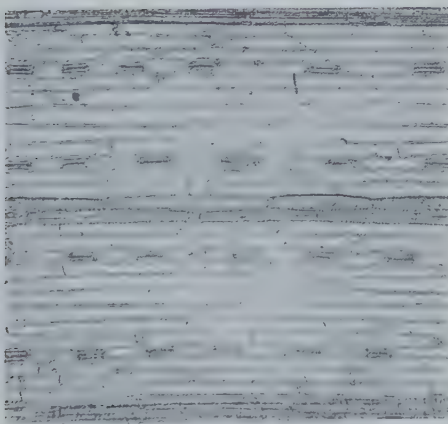


Fig. 10. Schwoitsch 1927

Dabei muß aber hervorgehoben werden, daß die Modifikation der einzelnen Merkmale durchaus nicht immer gleichsinnig sein muß.

Es kann z. B. die Zahl der Spaltöffnungen sehr erheblich vermehrt werden, ohne daß eine Veränderung der Struktur der Blätter festzu-

stellen ist. So hatte das 1. Blatt der in Dahmsdorf gezogenen Pflanzen vom Criewener 104 (vergl. Tabelle 2) auf der Oberseite 80, auf der Unterseite 62 Stomata pro qmm, während für Schwoitsch 1925 die Zahlen 64 bzw. 46 lauten. Im übrigen ergab aber der Vergleich der beiden Blätter sowohl im Bau der Epidermen wie in dem des Querschnittes große Ähnlichkeit.

Wie die Fig. 7—9 zeigen, nimmt die Verdickung der Epidermiszellwände von Schwoitsch 1927 über Glatz 300 m nach 600 m stark ab. Dagegen sind aber bei 600 m die Zellen nicht, wie es eigentlich erwartet werden sollte, breiter, sondern eher schmaler als bei Schwoitsch 1927.

Die Beispiele, die noch vermehrt werden könnten, zeigen, daß eine ungleichmäßige Modifikation der Blattelemente erfolgen kann. Das läßt darauf schließen, daß der Zeitpunkt, an dem ungleiche Umweltfaktoren noch modifizierend auf Blattgröße und Blattbau einwirken können, für die einzelnen Zellformen und Größen verschieden ist.

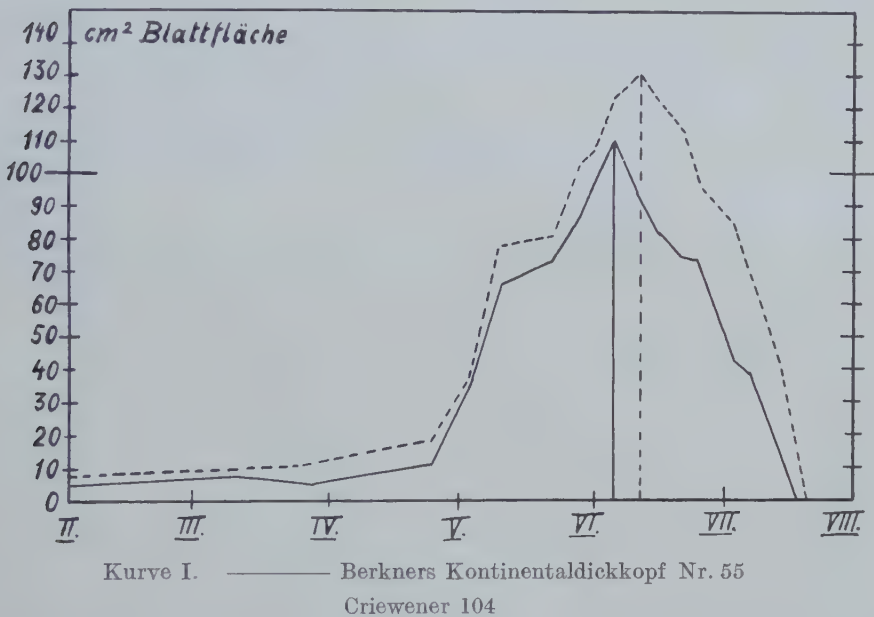
Tabelle II: Spaltöffnungen pro qmm

		0 1. Bl. U		0 2. Bl. U		0 3. Bl. U		0 4. Bl. U	
Schwoitsch 1927. . . .	55:	61	49	51	41	45	39	46	37
	104:	62	48	53	44	51	43	46	39
Schwoitsch 1925. . . .	55:	74	52	46	37	39	31	33	28
	104:	64	46	57	44	56	48	43	34
Glatz 300 m	55:	62	44	51	42	41	32	40	30
	104:	62	48	53	40	45	39	44	39
Glatz 600 m	55:	58	45	47	36	43	35	38	31
	104:			49	38	43	30	44	30
Teutschenthal	104:	68	43	65	51	54	44	45	35
Wirchenblatt	104:	63	44	46	43	42	32	37	24
Dahmsdorf	104:	80	62	56	48	46	44	46	44

Vergleicht man die beiden geprüften Sorten Criewener 104 und Berkners 55 untereinander, so sind Unterschiede bei den homologen Blättern sowohl in der Blattform als auch im Blattbau festzustellen. Die Blätter des 55 sind schmaler und dünner als die des 104. Die Epi-

dermiszellwände der oberen Blätter zeigen geringere Verdickung, die Zellen sind teilweise breiter und es treten weniger Kurzzellen auf. In der Aufsicht erscheint ein Blatt des 55 ähnlich dem nächst tiefer inserierten Blatt des 104 oder dem homologen aber in feuchterem Klima erwachsenen, wie es z. B. Fig. 8 und 10 zeigen.

Sollen nun diese Unterschiede als Sortenmerkmale benutzt werden, so muß man sich darüber klar sein, daß sie sehr erheblichen Schwankungen unterworfen sind. Rein maanalytisch ist nur bei sehr zahlreichen Untersuchungen an uerst sorgfltig unter gleichen Bedin-



gungen herangezogenem Material ein sicheres Resultat zu gewinnen. Wohl aber ist das mikroskopische Gesamtbild, das sich kaum zahlenmig auflsen lt, sehr charakteristisch, wie es auch die Fig. 7 und 10 zeigen. An Hand des Gesamtberblicks ist daher bei einwandfreiem Material eine Unterscheidung der Sorten in diesem Spezialfall auch auf Grund der anatomischen Blattuntersuchung mglich.

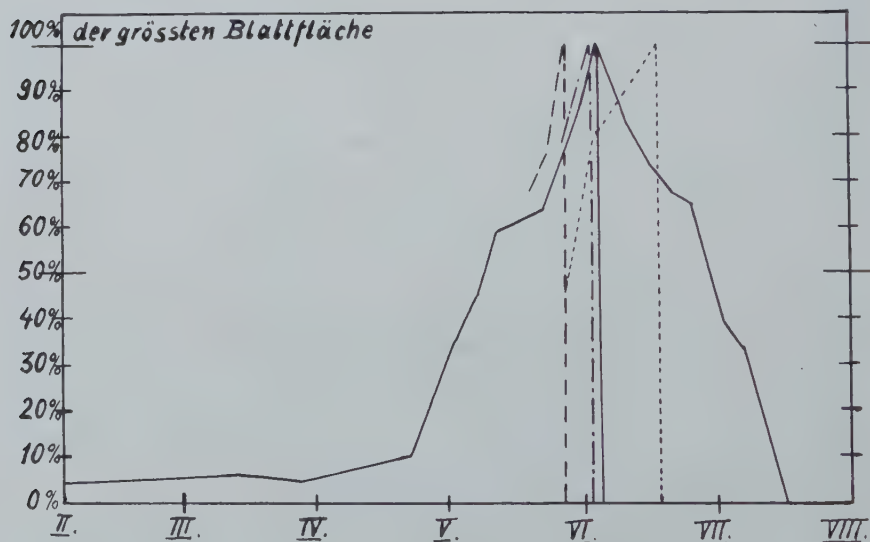
Der Entwicklungsverlauf der Pflanzen wurde am Haupthalm untersucht, und zwar wurde das Wachstum der Bltter, des Halmes und der hre beobachtet. Whrend 1925 die Untersuchungen nur vom Schobeginn bis zur vollstndigen Ausbildung des letzten Blattes an-

gestellt wurden, wurden sie 1927 im frühesten Frühjahr begonnen und bis zur Reife durchgeführt.

Im ersten Frühjahr ist die Entwicklung eine sehr langsame. Vom 7. Februar bis zum 12. März ist beim 55 nur eine sehr geringe Vergrößerung der tätigen Blattfläche festzustellen, bis zum 27. III überwiegt dann sogar teilweise das Absterben der älteren Blätter den Zuwachs, so daß die gemessene Blattfläche sich verkleinert. Bis zum 22. April setzt dann das Wachstum langsam ein, um darauf bis zur vollen Ausbildung der Blattfläche am 4. Juni steil anzusteigen. Eine ungünstige Witterungsperiode vom 11.—21. Mai verzögert die Entwicklung etwas. Da nach dem 4. Juni neue Blätter nicht mehr zuwachsen, verringert sich von da ab die tätige Blattfläche infolge Absterbens der älteren Blätter sehr schnell, um am 16. Juli ganz zu verschwinden.

Ähnlich, wenn im ganzen auch etwas verzögert, ist die Entwicklung beim Crieowner 104. Die Einzelheiten gehen am besten aus Kurve I hervor.

In welcher Weise nun dieser typische Entwicklungsverlauf modifiziert werden kann, zeigt ein Vergleich der Untersuchungen 1925 und 1927.



Kurve II. 55 ——— Schwoitsch 1925, - · - · - Glatz 300 m
 ————— Schwoitsch 1927, Glatz 600 m

Die Modifikation des Blattapparates kann in dreifacher Weise erfolgen, und zwar kann erstens die Blattentwicklung zeitlich verschoben, zweitens die Gesamtblattfläche verändert und drittens die Größe des einzelnen Blattes unabhängig von der der andern beeinflußt werden.

Als Anhalt für die Beeinflussung der Gesamtentwicklung der Blätter seien hier die Zeiten angegeben, zu denen die beiden Weizen unter den verschiedenen Bedingungen die größte tätige Blattfläche entwickelt hatten.

		Schwoitsch 1925	Schwoitsch 1927	Glatz 300 m	Glatz 600 m
Größte tätige Blatt-	55:	27. V.	4. VI.	3. VI.	16. VI.
fläche am:	104:	6. VI.	10. VI.	11. VI.	(22. VI.)

Wie stark die Größe der Blätter modifiziert werden kann, zeigt Tabelle III. Sie gibt die durch Ausplanimetrieren der Blätter gefundenen Flächen wieder.

Tabelle III: Blattflächen in qcm

		1. Bl.	2. Bl.	3. Bl.	4. Bl.	5. Bl.	Summe Bl. 1—5
Schwoitsch 1927 . .	55:	28,9	29,8	25,5	20,2	11,2	115,6
	104:	24,3	34,4	30,0	27,4	23,6	139,7
Schwoitsch 1925 . .	55:	42,2	46,8	37,6	23,2	13,8	163,6
	104:	29,4	33,4	42,0	38,5	24,8	168,1
Glatz 300 m . . .	55:	45,2	47,5	36,1	27,5	16,7	173,0
	104:	34,0	45,8	44,2	37,3	28,4	189,7
Glatz 600 m . . .	55:	38,6	40,1	32,2	22,2	13,9	147,0
	104:	(38,0)	56,4	34,2	25,8	21,9	176,3
Teutschenthal . . .	104:	26,9	36,5	42,4	39,5	31,3	176,6
Wirchenblatt . . .	104:	19,4	33,0	28,3	21,1	(19,0)	120,8
Dahmsdorf	104:	18,5	30,8	29,3	23,5	(20,0)	122,1

Die Zahlen in () wurden interpoliert, da die Blätter fehlten.

Die größten Differenzen in der Gesamtfläche des 1.—5. Blattes wurden demnach gefunden beim 55 in Schwuitsch 1927 mit 115,6 qcm

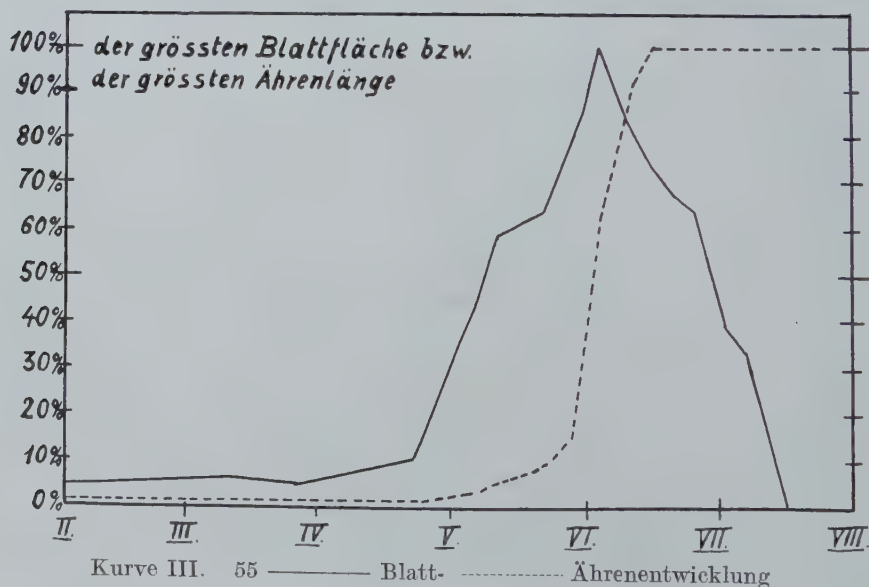
zu Glatz 300 m mit 173,0 qcm und beim Criewener 104 in Wirchenblatt mit 120,8 qcm zu Glatz 300 m mit 189,7 qcm.

Als Beispiel für die Änderung des Rhythmus der Blattentwicklung durch die in gewissen Grenzen unabhängige Größenvariation des Einzelblattes seien die für Teutschenthal und Schwoitsch 1927 gefundenen Blattflächen des Criewener 104 in Prozenten der Gesamtfläche der ersten fünf Blätter einander gegenübergestellt.

	1. Bl.	2. Bl.	3. Bl.	4. Bl.	5. Bl.	Summe Bl. 1—5
Schwoitsch 1927:	17,4%	24,6%	21,5%	19,6%	16,9%	100,0%
Teutschenthal:	15,2%	20,7%	24,0%	22,4%	17,7%	100,0%

In Teutschenthal sind also die ersten Blätter relativ größer und verlegen daher das Schwergewicht der Blattentwicklung mehr zum Frühjahr hin, während umgekehrt die verhältnismäßig großen letzten Blätter in Schwoitsch 1927 die Ausbildung der größten tätigen Blattfläche mehr zum Sommer hin verschieben.

1927 wurde nun neben dem Verlauf des Blattwachstums auch die Entwicklung der Ähre und zwar von der ersten Anlage bis zur vollen Reife der Körner untersucht. Wie Kurve III beim 55 zeigt, entwickelt sich die Ähre erst sehr viel langsamer als die Blätter. Sie zeigt aber dann in kurzer Zeit ein sehr schnelles Wachstum. Am 28. Mai hatte sie beim 55 erst 15,6% ihrer Länge erreicht, am 15. Juni aber bereits 100%.



Berkners 55 und Criewener 104 unterscheiden sich nun einmal dadurch, daß der Kontinental-Dickkopf sehr viel schneller in der Entwicklung und damit auch frühreifer ist als der 104. Die Gelbreife trat in Schwoitsch 1927 am 23. Juli bzw. 2. August ein. Die Fig. 11—13 zeigen, wie diese ungleiche Entwicklung während des ganzen Wachstums zu verfolgen ist.

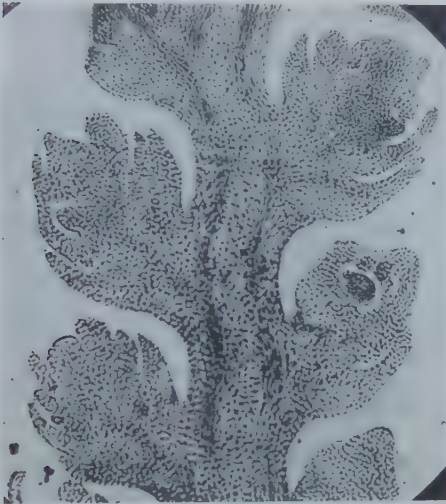


Fig. 11. Berkners 55
Ährenanlage am 21. V.: 115 : 1

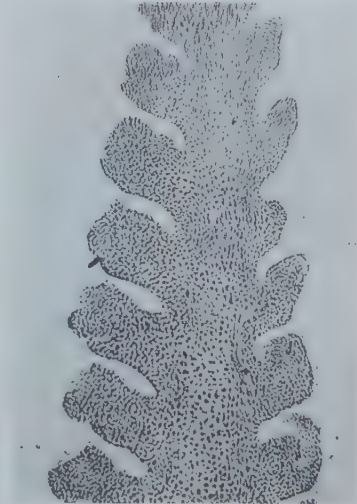


Fig. 12. Criewener 104
Ährenanlage am 21. V.: 115 : 1

Fig. 11 und 12 zeigen Medianschnitte durch die Ährenanlagen der beiden Weizen bei 115facher Vergrößerung. Sehr deutlich tritt hervor, wieviel weitgehender die Differenzierung der Ähre des 55 gegenüber der des 104 bereits am 21. Mai ist. Fig. 13 zeigt Längsschnitte durch die Halme und Ähre am 11. Mai. Dabei sind die die schoßenden Halme umfassenden Blätter entfernt. Diese schnellere Entwicklung des 55 ist natürlich unter gewissen Vegetationsbedingungen, vor allem auch im Kontinentalklima von großer Bedeutung, worauf ja auch sein Name hindeutet.

Neben dem Unterschied in der Gesamtentwicklung besteht bei beiden Weizen nun noch eine ungleiche Beziehung zwischen dem Blatt und Ährenwachstum. Der 55 zeigt ein sehr enges, der Criewener 104 ein weiter auseinandergezogenes Verhältnis. Am besten geht das aus den gefundenen Relativzahlen hervor. Es sei deshalb der in Prozent der

größten Fläche ausgedrückten Blattgröße die in Prozent der Länge der ausgewachsenen Ähre angegebene Ährenlänge gegenübergestellt:

	7. II.	12. III.	22. IV.	7. V.	21. V.	31. V.
55:	4,6 : 0 1%	6,5 : 0,3%	10,1 : 0,5%	44,0 : 3,0%	65,0 : 9,4%	86,0 : 32,2%
104:	5,2 : 0,1%	7,2 : 0,2%	12,9 : 0,4%	40,6 : 1,1%	62,0 : 2,7%	81,8 : 7,4%
	4. VI.	10. VI.	15. VI.	24. VI.		
55:	100,0 : 62,4%	83,0 : 91,3%	73,6 : 100,0%			
104:	94,0 : 14,2%	100,0 : 32,2%	93,2 : 85,6%	73,6 : 100,0%		



Fig. 13. Crieuener 104 und Berkners 55 am 11. V.

Am stärksten treten die Unterschiede zwischen dem 21. Mai und 4. Juni hervor. In dieser Zeit sind die relativen Blattgrößen nicht sehr verschieden. (65,0 : 62,0; 78,5 : 77,7; 86,0 : 81,8; 100,0 : 94,0.) Die Ährenentwicklung ist, wie ja auch die Abb. 11 und 12 zeigen, beim 55

aber schon sehr viel weiter fortgeschritten, und zwar übertreffen die relativen Längen die des 104 um das 3,48, 3,05, 4,43 bzw. 4,32fache.

Das zeigt, daß beim 55 die durch die Blätter erzeugten Assimilate nicht nur absolut, sondern auch relativ früher zum Aufbau der Ähre verwandt werden. Dadurch wird es erklärlich, daß der Kontinental-Dickkopf trotz geringerer Blattfläche — bei unsern Untersuchungen erreichte sie im Durchschnitt nur 84,7 % von der des 104 — einen guten Kornertrag zu ergeben vermag. Bei der Untersuchung von 1927 wurde auch das Gesamtgewicht und der Kornertrag der Haupthalme bestimmt. Die Zahlen lauten:

	Gesamthalmgewicht bei 14% H ₂ O	Korn je Halm bei 14% H ₂ O	Blattfläche größte
104:	6,307 ± 0,112 100	1,835 ± 0,040 100	130,6 100
55:	5,905 ± 0,106 93,6	1,926 ± 0,041 105,1	111,8 85,6
			(± = m)

Entsprechend der größeren Gesamtblattfläche erreicht der Criewener 104 ein höheres Gesamtgewicht, wogegen der 55 zum mindesten Gleichheit, wenn nicht eine geringe Überlegenheit im Korngewicht aufweist. Eine wesentliche Ursache hierfür scheint uns in dem engen Verhältnis zwischen Blatt- und Ährenentwicklung beim Kontinental-Dickkopf zu liegen. Sie bedingt eben ihrerseits ein engeres Korn-Strohverhältnis. (100 : 209 beim 55 zu 100 : 249 beim 104.)

Das Ergebnis der Untersuchungen kann also dahin zusammengefaßt werden:

1. Der anatomische Bau der verschieden hoch inserierten Blätter einer Pflanze ist ungleich, und zwar wird er um so xerophiler, je später das Blatt angelegt ist.

2. Die Modifizierbarkeit des Blattbaues ist weitgehend. Die Wirkung der Umweltsbedingungen entspricht den bei verschiedenen hoch inserierten Blättern gefundenen Unterschieden. Die einzelnen Zellelemente brauchen nicht gleichsinnig zu variieren.

3. Die beiden Sorten sind im Gesamtüberblick des mikroskopischen Bildes wohl zu unterscheiden, schwerer durch Messung verschiedener Zellgrößen.

4. Die Entwicklung der tätigen Blattfläche setzt im Frühjahr langsam ein, um dann während des Schoßens schnell zum Maximum anzusteigen und von da ab wieder abzunehmen.

5. Die Blattentwicklung ist in drei Richtungen modifizierbar: 1. Die Gesamtentwicklung kann zeitlich verschoben werden, 2. die Größe der Gesamtblattfläche kann stark schwanken, und 3. die Größe der einzelnen Blätter kann in gewissen Grenzen unabhängig variieren.

6. Die Ähre entwickelt sich im Frühjahr sehr langsam, um später sehr schnell zu ihrer größten Länge auszuwachsen.

7. Das Verhältnis zwischen Blatt- und Ährenentwicklung ist bei den beiden untersuchten Sorten verschieden, und zwar ist es beim Kontinentaldickkopf enger als beim Criewener 104. Dadurch erzeugt der 55 bei kleinerer Blattfläche die gleiche Kornmenge, aber ein kleineres Gesamtgewicht und hat daher ein höheres Kornprozent.

Die einzelnen Ergebnisse werden später noch einmal ausführlich besprochen und mit den Resultaten bei den anderen untersuchten Weizen verglichen werden.

Interspecific Hybridization and the Origin of Species in *Nicotiana*¹⁾

Roy E. Clausen

University of California, Berkeley, California.

(With 1 text-figure)

For a long time, perhaps too long, the problem of the method of evolution has been left to speculative philosophy. Observations have been made on the kinds of variation which occur within species and attempts have been made to visualize the effect of these processes, continued on a grand scale over a long period of time, on the origin of the species. Research has now progressed to the point, however, where it may be possible to attack the specific problem of the mode of origin of some existing species. This has been one of the objects of the long-continued investigations on interspecific hybridization which Professor T. H. Goodspeed and I have conducted at the University of California. It has been our conviction that the problem of the origin of species may be greatly illuminated by ascertaining the differences, in genetic terms, which characterize existing species. The present paper is a progress report in this field, and the conclusions reached should be regarded as preliminary, not final.

Nicotiana digluta.

Some rather unexpected light upon the problem has been secured from the discovery and investigation of the synthetic species, *Nicotiana digluta*. It arose through doubling of the chromosome number in an F₁ hybrid of *glutinosa* × *tabacum*. *Glutinosa* has 12_{II} chromosomes; *tabacum* 24_{II}; and the normal result of crossing them is a completely sterile

¹⁾ Detailed accounts of matters presented in this paper are contained in numerous articles by R. E. Clausen, T. H. Goodspeed and others, published chiefly in University of California Publications in Botany, volumes 5 and 11.

F₁ hybrid, the 36 chromosomes of which conjugate loosely in meiosis according to the Boreale scheme. On one occasion, however, a 36_{II} F₁ plant was obtained from such a cross (Clausen & Goodspeed, 1925). It was identical phenotypically with the normal hybrid, save for a general enlargement of parts, but differed from it in being rather highly fertile. Its progeny was uniform and has remained so for five generations. This is the form which we call *digluta*. Its fertility and constancy are evidently due to the fact that through doubling of the chromosome number in F₁ the cells came into possession of two representatives of each kind of chromosome, thereby setting up the condition necessary for normal meiotic behaviour.

Digluta has been crossed with both parental species with the following results:

digluta 36_{II} × *glutinosa* 12_{II} → F₁ *digluta-glutinosa*, 12_{II} + 24_I

digluta 36_{II} × *tabacum* 24_{II} → F₁ *digluta-tabacum*, 24_{II} + 12_I

In both hybrids the singles are distributed for the most part at random in the first meiotic division and divide in the second, as appears to be generally true for F₁ interspecific hybrids in *Nicotiana*. The meiotic behaviour of these hybrids is exactly what one would expect on the assumption that of the 36_{II} chromosomes of *digluta*, 12_{II} are *glutinosa* and 24_{II} *tabacum* chromosomes. Here the *Drosera* scheme of conjugation in the hybrids arises from pairing of chromosomes of identical genetic content, univalents representing chromosomes which have no genetic mates.

Species of *Nicotiana*.

The origin of *digluta* has naturally suggested that some of the existing species of *Nicotiana* may have arisen according to the same scheme. In our *Nicotiana* collection, consisting of approximately 200 strains, we recognize 20 distinct species, inclusive of the synthetic species, *digluta*. A survey of their chromosome numbers has given the following results:

9 _{II} chromosomes:	10 _{II} chromosomes:	4. <i>attenuata</i>
1. <i>alata</i> group:	2. <i>longiflora</i> group:	5. <i>cordifolia</i>
<i>alata</i>	<i>angustifolia</i>	6. <i>glaucia</i>
<i>Forgetiana</i>	<i>longiflora</i>	7. <i>glutinosa</i>
<i>Langsdorffii</i>	12 _{II} chromosomes:	8. <i>paniculata</i>
<i>Sanderæ</i> Hort.	3. <i>acuminata</i>	9. <i>solanifolia</i>

10. <i>sylvestris</i>	24 _{II} chromosomes:	16. <i>Clarionensis</i>
11. <i>tomentosa</i>	15. <i>Bigelovii</i> group:	17. <i>nudicaulis</i>
12. <i>trigonophylla</i>	<i>Bigelovii</i>	18. <i>rustica</i>
18 _{II} (?) chromosomes: ¹⁾	<i>Clevelandii</i>	19. <i>tabacum</i>
13. <i>repanda</i>	<i>multivalvis</i>	36 _{II} chromosomes:
14. <i>suaveolens</i>	<i>quadrivalvis</i>	20. <i>digluta</i>

Several of these species, those designated as groups above, are of the collective type; i. e., they consist of a number of distinct forms often recognized as species by taxonomists. Thus *alata* includes a group consisting, besides *alata* proper, of *Forgetiana*, *Langsdorffii* and *Sanderae*; all of which have 9_{II} chromosomes and which give, in any combination, fully fertile hybrids, normal in cytological behaviour and regularly Mendelian as to segregation and assortment. The same remarks apply to the relation of *longiflora* to *angustifolia*; of *Bigelovii* to *Clevelandii*, *multivalvis* and *quadrivalvis*; and of other species to subsidiary forms. Many of the other species are highly polymorphic in the sense that they consist, not of a single type, but of numerous varieties so closely related as not to be considered worthy of specific rank. *Tabacum* with its hundreds of cultivated varieties is an excellent example. The twenty species above recognized, however, are so distinct that no taxonomist would fail to subscribe to their validity.

It will be observed that the great majority of the species are in the 12_{II} and 24_{II} chromosome-number classes. The application of the scheme of evolution exemplified by *digluta*, in so far as present information is available, is apparently restricted to origin of 24-chromosome species from 12-chromosome species, unless we assume that species having other numbers exist or have existed in the past. It further remains to be determined whether or not any of the 12-chromosome species here listed have contributed to the origin of any of the existing 24-chromosome species; or to put the matter in another way, whether or not it would be possible to recreate any existing 24-chromosome species from 12-chromosome species in the manner exemplified by *digluta*.

Cytological behaviour of interspecific hybrids.

Further evidence on this question is afforded by studies of cytological behaviour in F₁ interspecific hybrids. About thirty-five hybrids have been secured among the species listed above. In the 12 × 24 group,

¹⁾ According to later determinations, *repanda* = 24_{II} and *suaveolens* = 16_{II}.

which is of most interest to us in the present connection, the following types of meiotic behavior have been observed:

- I. Close conjugation, *Drosera* scheme:
paniculata-rustica
sylvestris-tabacum
tomentosa-tabacum
- II. Loose conjugation, *Boreale* scheme:
glauca-tabacum
glutinosa-tabacum
- III. No conjugation, *Pygaera* scheme:
glutinosa-Bigelovii.

While the conditions which govern chromosome conjugation are unquestionably complex and at present little understood, the foregoing observations may be interpreted to indicate varying degrees of similarity in genetic content and organization of chromosomes of distinct species, the *Drosera* scheme indicating the closest degree. This conclusion is somewhat strengthened by a consideration of the morphological features of the species in question and perhaps also by the fact that the *Drosera*-type hybrids are partially fertile, whereas the others appear to be completely sterile.

Further progress in elucidating relationships may be effected from observations on the consistency of meiotic behaviour in groups of hybrids. Thus with three species it is possible to obtain three different interspecific hybrids, which would constitute a group of hybrids suitable for such studies. In *Nicotiana* very few such complete series of hybrids have been secured; but one of them, involving the species, *sylvestris*, *tomentosa* and *tabacum*, has given results of particular interest, as follows:

$$\begin{aligned}
 & \textit{sylvestris} \ 12_{II} \times \textit{tabacum} \ 24_{II} \Rightarrow F_I \textit{sylvestris-tabacum} \ 12_{II} + 12_I \\
 & \textit{tomentosa} \ 12_{II} \times \textit{tabacum} \ 24_{II} \Rightarrow F_I \textit{tomentosa-tabacum} \ 12_{II} + 12_I \\
 & \textit{sylvestris} \ 12_{II} \times \textit{tomentosa} \ 12_{II} \Rightarrow F_I \textit{sylvestris-tomentosa} \ 24_I
 \end{aligned}$$

Here behaviour in the *sylvestris-tabacum* hybrid indicates that *tabacum* has a set of chromosomes cytologically homologous with that of *sylvestris*; the *tomentosa-tabacum* hybrid indicates that it also has a set homologous with that of *tomentosa*; and finally behaviour in the *sylvestris-tomentosa* hybrid indicates that the chromosome sets of these two species are not cytologically homologous. As a consequence *tabacum* must have two sets of chromosomes one homologous with that of *sylvestris* and the other with that of *tomentosa*. The alternative explanation that

the F_1 behaviour in the above hybrids may depend upon conjugation of *tabacum* chromosomes *inter se* is precluded by the fact that haploid *tabacum* exhibits no such conjugation.

The results, therefore, in this series of hybrids are strictly parallel to those in the *glutinosa-tabacum-digluta* series as may be seen from the diagram presented herewith; and they lead to the conclusion that doubling of chromosome number in an F_1 *sylvestris-tomentosa* hybrid would give rise to a 24-chromosome species cytologically homologous with *tabacum*.

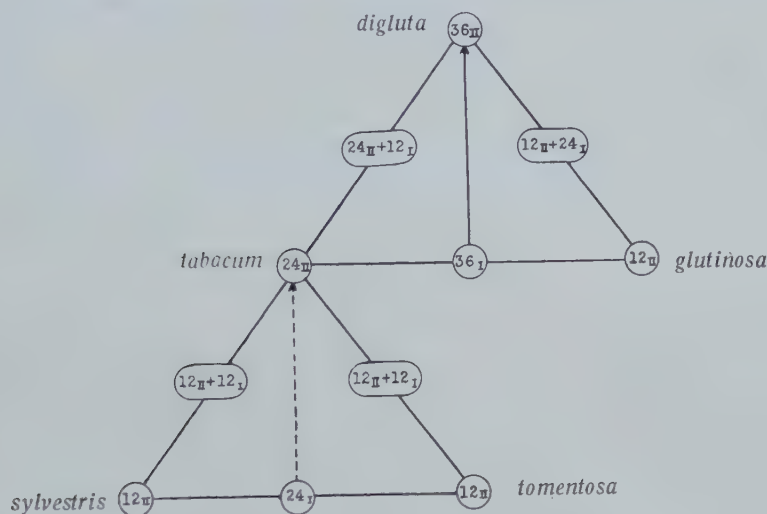


Fig. 1.

Upper triangle: Relation of *digluta* to *tabacum* and *glutinosa*, the arrow indicating its mode of origin by doubling of chromosome number in an F_1 *glutinosa-tabacum* hybrid.

Lower triangle: Relation of *tabacum* to *sylvestris* and *tomentosa*, the broken arrow indicating its probable mode of origin by doubling of chromosome number in an F_1 hybrid of progenitors or close allies of *sylvestris* and *tomentosa*.

Genetic analysis of interspecific hybrids.

Cytological homology, however, is no assurance of genetic identity, consequently the above described observations do not establish the origin of *tabacum* as simply a matter of doubling of chromosome number in an F_1 *sylvestris-tomentosa* hybrid. Some idea as to the extent to which homologous chromosomes differ in genetic content may be secured by genetic methods, properly applied, but the task is by no means simple. Thus in the F_1 *sylvestris-tabacum* hybrid the 12 pairs of chromo-

somes, each of which consists of a *sylvestris* and a *tabacum* member, presumably assort independently and the univalents are distributed at random. The full gametic series, therefore, consists of 16,777,216 combinations, most of which are no doubt inviable; but the situation is nevertheless far too complex to be handled directly.

The method of analysis which appears to be most appropriate in this instance is that of continuous backcrossing to the parental species, particularly to the one having the lower number. F_1 *sylvestris-tabacum* is crossed back to *sylvestris*; individuals of the resulting progeny are again crossed back to *sylvestris*; and the process is repeated until forms are isolated which differ from *sylvestris* in a single genetic complex. Assuming that no crossing-over occurs between *sylvestris* and *tabacum* homologous, these primary *sylvestris* derivatives, as we may call them, must fall into two cytologically distinguishable classes as follows:

chromosome number	chromosome constitution	corresponding homozygote
Class I 12_{II}	$11_{SS} + 1_{ST}$	$11_{SS} + 1_{TT}$
Class II $12_{II} + 1_I$	$12_{SS} + 1_I$	$12_{SS} + 1_{TT}$

There should be but twelve different types in each class; so that the method, if practicable, is simple enough to be feasible. Class I is of most interest to us in this connection for it enables us to judge the genetic differences between *sylvestris* and *tabacum* homologues by observing the effect of replacing a *sylvestris* chromosome or pair of chromosomes by its *tabacum* homologue or pair of homologues.

Without going into details it may be said that application of this method to date indicates that replacement of *sylvestris* chromosomes by their *tabacum* homologues gives rise to extensive morphological effects and to disharmonies in growth and reduction in fertility incompatible with production of successful combinations. *Sylvestris* chromosomes, therefore, evidently do differ profoundly from their *tabacum* homologues and the same fact is no doubt true of *tomentosa* chromosomes.

Conclusion.

As a consequence two processes may be discerned in the evolution of *tabacum*; first, the establishment of its chromosome number in the manner exemplified by *digluta*, possibly with *sylvestris* and *tomentosa*, or close allies thereof, as, the parental species; and second, a subsequent alteration in genetic content which has not yet proceeded for enough

to destroy cytological affinity. To what extent other 24-chromosome species have arisen in this manner is problematical. The 12-chromosome species, *paniculata*, however, clearly bears a similar relation to the 24-chromosome species, *rustica*; and in this instance East's (1921) studies of the *paniculata-rustica* hybrid indicate that the genetic differences between the homologous chromosomes are less marked than in the *sylvestris-tabacum* situation. It has not yet been found possible to establish any connection between other 24-chromosome species and available 12-chromosome species.

Literature cited

- Clausen, R. E., and Goodspeed, T. H. 1925. Interspecific hybridization in *Nicotiana*. II. A tetraploid *glutinosa-tabacum* hybrid, an experimental verification of Winge's hypothesis. *Genetics* 10: 278—284.
- East, E. M. 1921. A study of partial sterility in certain hybrids. *Genetics* 6: 311—365.

The Genetics of *Oenothera* in Relation to Chromosome Behavior, with Special Reference to Certain Hybrids

Ralph E. Cleland

Goucher College, Baltimore, Md.¹⁾

It has long been recognized that the cytological processes displayed by most *Oenotheras* in connection with the formation of the pollen mother cells are at variance in many respects with corresponding processes in other plants. The constant failure on the part of homologous chromosomes to pair in diakinesis and the seeming disorder with which they are separated to the poles in the reduction division were early noted, and for a time it was thought that uniformity of behavior was lacking, due to an upset or disturbed condition of some sort, such as might accompany, for instance, the passage through a period of mutative activity. It is only recently that it has been found that, despite the failure of homologues to pair in many cases, the behavior is nevertheless uniform and according to law; meiotic phenomena are as regular in their appearance and sequence as in other plants, but often of a different type. It is the discovery of regularity of behavior, coupled with a recognition of the unusual nature of the processes in question that has led to what seems to be a correct understanding of the relation between genetical and cytological phenomena in the *Oenotheras*.

The distinctive features of the meiotic processes in the *Oenotheras* are essentially as follows: 1. In many forms a certain number of chromosomes, instead of pairing with their homologues in diakinesis, remain attached end to end throughout this stage, and so present the unique picture of a closed circle (or sometimes two circles) consisting of from 4 to 14 chromosomes, depending upon the species. All unpaired chromosomes are found to belong to such circles.

¹⁾ Fellow of the John Simon Guggenheim Memorial Foundation, 1927—1928.

2. Chromosomes not included within the circle pair with their homologues in quite the usual manner.

3. There are forms in which unpaired chromosomes are lacking, and in which all of the chromosomes pair.

4. No matter what the arrangement, it is always uniformly present and characteristic of the species in question. There is in each strain entire regularity of chromosome arrangement and behavior in diakinesis.

5. The same regularity is carried over also into the heterotypic metaphase stage. Circles, wherever present, remain intact throughout metaphase and become so attached to the spindle fibers that when the chromosomes separate, adjacent chromosomes are drawn, with only occasional irregularities, to opposite poles. Paired chromosomes are separated in the heterotypic division in the normal manner.

Wild species fall into 2 groups with respect to chromosome behavior in meiosis. Those belonging to one group are characterized by the presence of a large number of unpaired chromosomes in diakinesis, attached end to end to form circles. Those in the other group have very few unpaired chromosomes, or none at all. Circles of intermediate size, those made up of 6 or 8 chromosomes, have not been found in any wild species so far examined.

If we consider these facts in relation to the genetical nature of the various species, a very striking correlation becomes at once apparent. Species with large circles are, so far as studied, permanently heterozygous forms, breeding true only because of a balanced lethal condition. Those without circles, on the contrary, are species which breed true without the aid of lethal factors and display little evidence of heterozygous genes. Medium-sized circles, while not found in wild species, have been discovered in their derivatives, and seem to characterize particularly the so-called half-mutants, plants with an unbalanced lethal condition, derived from one or other of the permanently heterozygous species. These plants seem to be intermediate between the latter and types which are homozygous in character, for, when selfed, they segregate out in large numbers strains which give evidence of being homozygous and alethal. These latter, interestingly enough, share with the alethal wild species the distinction of being free from circles.

We are thus confronted with an interesting relation. Large circles of unpaired chromosomes are characteristic of permanently heterozygous forms. The absence of circles, with normal chromosome behavior, is

Table 1.
List of Forms (exclusive of crosses) studied Cytologically
by the Author up to 1926

Name of form	Source of material ¹⁾	Year collected	Chromosome configuration	
<i>muricata</i>	{ Davis (from de Vries)	1919, 1920	} circle of 14	} permanently heterozygous wild species
	{ de Vries	1926		
<i>biennis</i>	{ Davis (from de Vries)	1920		
	{ Renner (<i>R-biennis</i>)	1926	} circle of 6, and circle of 8	
	{ de Vries	1926		
<i>Lamarckiana</i> ..	{ Renner (<i>r-Lamarckiana</i>)	1926	} circle of 12, 1 pair	
	{ Shull (from de Vries)	1923, 1924		
<i>suaveolens</i> ²⁾ ...	{ de Vries	1926	} circle of 12, 1 pair	
	{ Renner	1926		
<i>franciscana</i>	{ Davis	1919, 1920	} circle of 4, 5 pairs } no circle, 7 pairs } no circle, 7 pairs } no circle, 7 pairs }	
<i>Hookeri</i> ³⁾	{ Shull (from Davis)	1925		
	{ de Vries	1926		
<i>grandiflora</i> ⁴⁾ ...	{ Shull (from Davis)	1925		
<i>rubricalyx</i>	{ Shull	1923, 1924	} circle of 8, 3 pairs } circle of 6, 4 pairs } circle of 6, 4 pairs }	} half-mutants
<i>rubrinervis</i>	{ Shull	1923		
	{ Davis	1925		
<i>erythrina</i>	{ Davis	1925		
<i>velutina</i>	{ de Vries	1923	} no circle, 7 pairs } no circle, 7 pairs } no circle, 7 pairs }	} homozygous, alethalseg- regates from half-mutants
(<i>blandina</i>)				
<i>deserens</i>	{ de Vries	1923		
<i>latifrons</i>	{ Shull	1926		
<i>oblonga</i>	{ Davis	1920	} (15 chromosomes) circle of 3, or chains of 5, 7, 9, the others paired }	} trisomic mutant from <i>Lamarckiana</i>
<i>biennis sulfurea</i>	{ Davis	1920	} circle of 6, and circle of 8 circle of 6, 4 pairs (except one 21 chromosome plant)	} other forms
"mut. <i>sulfurea</i> "	{ Shull	1926		
<i>franciscana</i>	{ Davis	1920	} circle of 12, 1 pair } no circle, 7 pairs }	
<i>sulfurea</i>	{ Shull	1924, 1925		
<i>aurata</i>	{ Shull	1926		
"heterozygous for 7 char- acters"	{ Shull	1925	} circle of 4, 5 pairs 1 plant, circle of 12, one pair 1 plant, circle of 10, 2 pairs }	

¹⁾ I am deeply indebted to those mentioned in this column for their generous contributions of seed, or for access to their cultures.

²⁾ Previously reported by Oehlkers (1926), confirmed by the author.

³⁾ Previously reported by Schwemmle (1924), confirmed by the author.

⁴⁾ Previously reported by Davis (1909), confirmed by the author.

equally characteristic of alethal, true-breeding types; and medium-sized circles are found particularly in the intermediate half-mutants.

Since my last report, a number of new forms have been studied, in order to test more fully this correlation, and these are included in the full list, herewith presented, of the species and mutants that I have so far examined cytologically (see Table 1). It will be seen that to the list of permanently heterozygous species has been added *suaveolens*, obtained both from de Vries and Renner, and having a circle of 12 chromosomes, as previously reported by Oehlkers (1926). To the list of alethal species are added *Hookeri*, the *grandiflora* of Davis and Shull, and the *franciscana* of Shull. *Hookeri*, as reported by Schwemmler (1924), and *grandiflora*, as recorded by Davis (1909), both lack circles. Shull's *franciscana* was obtained from Davis, but differs from the material of Davis which I examined several years ago in not having the circle of 4 chromosomes. To the list of half-mutants has been added *erythrina*, with a circle of 6 chromosomes; and I have also examined one new homozygous segregate, *latifrons*, which is derived from the half-mutant *rubricalyx*, and, as expected, has no circles. To the homozygous segregates must probably be added also the *franciscana sulfurea* of Shull, which, though derived from Davis' material, lacks the circle of 12 displayed by the latter, and probably represents a homozygous segregate from it. A number of other forms appear on the list, which have been examined in connection with certain experiments of Professor Shull's. One of the most interesting is a form heterozygous for 7 of the characters which he has been studying intensively. It is interesting to note that this plant, with its large number of heterozygous factors, has a large circle. In addition to those on the above list, 2 other permanently heterozygous forms have recently been reported by Oehlkers (1926), and should be mentioned here — *O. strigosa*, with a circle of 14 chromosomes, and *O. Cockerelli*, with a circle of 12 or 14 chromosomes.

There can be little doubt, in the face of this evidence, that permanent heterozygotes have large circles, and alethal forms, with relatively little heterozygosity, have no circles. The establishment of this correlation, however, makes it virtually certain that a causal relation exists between the unusual chromosome behavior in meiosis displayed by the permanently heterozygous species and the genetical aberrancies of these plants, and our next problem has been to formulate a correct interpretation of this relation.

The most striking genetical peculiarity of the permanently heterozygous species of *Oenothera* is the fact that in each species the genes seem to be, for the most part, at least, associated into a single linkage group, which means that the plants cannot give rise to more than two main types of gamete, and that the complexes of genes which have been received from sperm and egg are passed on virtually intact, as a rule, to the germ cells. Since a number of the allelomorphs are heterozygous in these species, the gene complexes usually differ in certain respects, and consequently two quite distinct types of gamete are formed. This is shown by the appearance, in crosses with other species, of twin hybrids, or of unlike reciprocals. Owing to the presence of balanced lethals, making it impossible for either complex to exist in the homozygous condition, the only combinations of sperm and egg that can survive are those which bring together the two complexes, and hence these species, although markedly heterozygous, breed true. How shall we explain the fact that species carrying 14 chromosomes nevertheless display but a single large linkage group?

As I have pointed out elsewhere (1926a), the chromosome mechanism found in these forms is sufficient to explain these genetical phenomena, provided we assume that the chromosomes making up the circles have definitely fixed positions within the circles, and with reference to each other. If this assumption be true, then, since the circles remain intact throughout metaphase, and adjacent chromosomes pass, as a rule, to opposite poles, the same chromosomes must obviously go together to the poles in all pollen mother cells. The correctness of this assumption, at first sight so improbable, becomes upon further consideration a practical certainty, for it can be easily shown on mathematical grounds that unless there is such a uniformity of arrangement, there is very little probability of a separation of homologous chromosomes which will be entirely free from non-disjunction (Cleland 1924). There can be little doubt, therefore, that the chromosomes must be arranged in a definite order in the circles, which means that the end to end arrangement of chromosomes in metaphase, and the separation of adjacent chromosomes to opposite poles must lead to the same chromosomes going together to the poles in all normal cells, and hence to a linkage of the genes in non-homologous chromosomes as effective as if they were all associated within a single chromosome.

I have never meant to imply by this that linkage of the ordinary type does not or cannot exist in these species. There is no doubt in my

mind that linkage may exist in *Oenothera* as in other genera, entirely apart from chromosome cohesion. But there are in certain *Oenotheras* super-linkage groups, due apparently to chromosome cohesion, and it is impossible to distinguish at present genetically between genes lying within the same chromosome and hence linked, and those linked by virtue of residing within non-homologous chromosomes which always pass to the same pole in the reduction division. While it is true that chromosome cohesion may not account for all linkage in *Oenothera*, it seems nevertheless to be responsible for the bringing together of all or most of the genes into a large super-linkage group or complex pair.

I do not wish to imply, either, that independent assortment can never take place in the permanently heterozygous species. On the contrary, the presence of more than one linkage group is theoretically quite possible in those species in which some of the chromosomes pair, and do not form a part of the circle. In *Lamarckiana*, for instance, there is one pair of chromosomes which presumably acts independently of the circle in the reduction division. The existence of a second linkage group, of small size, is therefore not impossible in this species, and its discovery may be expected, provided heterozygous genes are present in the independent pair. Shull's recent work has seemed to indicate the existence of as many as 2 small linkage groups in addition to the large one in certain material. I should not be surprised at the discovery of such groups in forms having two or more sets of paired chromosomes in addition to the circle, but in strains in which all chromosomes are part of the circle I should expect to find but a single group. On the other hand, I should be surprised to find a large and dominant linkage group in forms lacking circles altogether. Plants with perfect pairing should have as many linkage groups as there are chromosome pairs, with no group markedly dominant. Since the various species differ from one another in respect to the presence or absence of paired chromosomes, I cannot at present accept the idea that 3 linkage groups, one large and 2 small ones, are to be expected in all wild species. If these are present in all material, irrespective of whether the chromosomes are paired or unpaired, this fact can be proved by the discovery, on the one hand, of independent assortment in plants with a circle of 14 chromosomes, and on the other hand, by demonstrating the existence of a large linkage group together with the other smaller ones, in forms lacking circles. Such a demonstration has not as yet been made. I am inclined to believe that genes which have been assigned to the smaller

linkage groups will be found to belong to the large group if they can be brought in heterozygous condition into a plant having a circle of 14, and that on the other hand, many of the linkages between genes assigned to group 1 will break down, if these are brought in heterozygous condition into a form with all of its chromosomes paired.

A striking piece of experimental evidence in favor of the hypothesis that extensive linkage in *Oenothera* is due to chromosome cohesion has recently been furnished by Oehlkers (1926) through a study of the cross *O. suaveolens* \times *strigosa*. This cross yielded in the F_1 two types of progeny, of which *albata* had a circle of 12 chromosomes, and one pair, whereas *flava* showed no circles, but rather a perfect pairing of the chromosomes. *Albata*, when selfed, bred true in the F_2 , but *flava* split up into a number of different forms. The absence of segregation, on the one hand, and its presence on the other, must obviously be referred to the striking diversity in methods of chromosome disjunction, resulting from the presence of a large circle in the one case, and its absence in the other.

In this connection a word may be said in regard to the types of breeding behavior that may be expected of interspecific hybrids in *Oenothera*, on the basis of this hypothesis. As I shall show later, hybrids may exhibit every sort of chromosome configuration from a circle of 14 down to the entire absence of circles. Those with a circle of 14 have but one linkage group, and if their complexes both carry lethals, as they would if they were derived from permanent heterozygotes, the presence of these should insure the continued heterozygosity and true breeding of these hybrids in subsequent generations. One might well ask why such forms should not be considered as good species as *Lamarckiana* or *biennis*, provided they can succeed in nature. F_1 s with smaller circles should also breed true in the main, so long as each complex has a lethal and these are situated in chromosomes which belong to the circle. Minor variations may be expected, due to independent assortment of the paired chromosomes. The smaller the circle, and the more paired chromosomes there are, the more variations may be expected, and the greater chance will there be that the lethals will be found in chromosomes not belonging to the circle. Since there is no reason to suppose that the balancing lethals in *Oenothera* are necessarily in homologous chromosomes, the chances are good in forms with small or no circles that as a result of independent assortment both lethals will pass to the same pole, and hence germ cells will often be formed lacking lethals.

Alethal races may in this way come into existence. In F_1 s, therefore, with small circles or none we should expect to find the following, in contrast to those with large circles. 1. We should expect some segregation, for although many genes in the paired chromosomes are no doubt homozygous, as we shall see later, some, particularly the lethals, are probably heterozygous. 2. We must look for the appearance of alethal races from such forms. During the past summer a considerable number of F_1 s have been grown by Professor Oehlkers, and material for cytological study collected from them by myself. It will be interesting to see whether the breeding behavior of these forms will bear out the conclusion, based upon theoretical grounds, and also indicated by the results of Oehlkers, that extensive linkage in *Oenothera* is due to chromosome cohesion.

I desire to pass now to a further problem, relating to the nature of the circles and of the chromosomes comprising them. How are we to account for the presence of such circles? Are the chromosomes belonging to them different from those which are independent? Why should certain chromosomes fail to pair in one species, but succeed in another? Why, for instance, should the chromosomes of the complex *flavens*, when associated, as normally in the species *suaveolens*, with the complex *albicans*, fail to pair with the corresponding chromosomes of this complex, and yet, as reported by Oehlkers, be capable of pairing with their homologues when these belong to the complex *stringens*, derived from the species *strigosa*? Surely the genes in these *flava* chromosomes have not been fundamentally altered by their new associations. How then account for their sudden acquisition of the ability to behave normally in meiosis instead of in the peculiar manner which they display in association with *albicans*? This, it seems to me, is a problem of real importance.

I have entertained two alternative theories in respect to the laws governing the appearance of large circles. The first is that chromosome arrangement may represent a genetic character, inherited according to Mendelian laws, or at least after the manner of inheritance of external structural characteristics in the species possessing the circles. This is a supposition that can easily be tested through a cytological study of hybrids, and it is with this end in view among others that I have made a bare beginning of what I hope will be an extensive study of chromosome behavior in various crosses. Up to this year, 11 F_1 hybrid cultures have been investigated, a list of which is given in Table 2. In the case

Table 2.

A List of F₁ Hybrids Examined Cytologically by the Author up to 1926

F ₁ hybrid	Source of material ¹⁾	Year of collection	Chromosome configuration of F ₁	Parental chromosome configurations
<i>R-biennis</i> × <i>Hookeri</i>	Renner	1926	3 plants-circle of 10, 2 pairs (rubefacta) 5 plants-circle of 14 (albata)	circle of 8 and circle of 6 × no circle
<i>Lamarckiana</i> × <i>biennis Chicago</i>	de Vries	1926	circle of 12, 1 pair	circle of 12 × ?
<i>biennis</i> × <i>suaveolens</i> ..	de Vries	1926	circle of 12, 1 pair	circle of 6 and circle of 8 × circle of 12
<i>Hookeri</i> × <i>suaveolens</i> ..	de Vries	1926	circle of 4, 5 pairs	no circle × circle of 12
<i>biennis</i> × <i>muricata</i>	de Vries	1926	circle of 4, circle of 6, 2 pairs	circle of 6 and circle of 8 × circle of 14
<i>grandiflora</i> × <i>franciscana</i>	Shull	1925	circle of 4, 5 pairs	no circle × no circle
<i>franciscana</i> × <i>grandiflora</i>	Shull	1925	circle of 4, 5 pairs	no circle × no circle
"mut. <i>sulfurea</i> " × <i>grandiflora</i>	Shull	1925	3 plants-circle of 6, 4 pairs 2 plants-no circle	circle of 6 × no circle
<i>grandiflora</i> × "mut. <i>sulfurea</i> "	Shull	1925	1 plant-circle of 6, 4 pairs 2 plants-no circle	no circle × circle of 6
<i>franciscana</i> <i>sulfurea</i> × <i>latifrons</i>	Shull	1926	circle of 6, 4 pairs	no circle × no circle
<i>aurata</i> × <i>latifrons</i>	Shull	1926	2 plants-circle of 4, 5 pairs 2 plants-circle of 6, 4 pairs	circle of 4 × no circle

¹⁾ I wish to thank those mentioned in this column for their kind cooperation.

of each hybrid, both of the parent strains have been examined or re-examined for chromosome arrangement, and of every culture, several plants of each type have been studied.

Two important points which come out in an examination of the table should be mentioned in passing. In the first place, hybrids have been found with chromosome arrangements ranging all the way from those consisting of a circle of 14 unpaired chromosomes to those in which all of the chromosomes are paired. Apparently there is no one condition characteristic of interspecific hybrids in *Oenothera*. In the second place, in cases where splitting occurred in the F_1 , each of the segregated types was found to have its own specific chromosome arrangement. For instance, the cross *R-biennis* \times *Hookeri* yielded in the F_1 two kinds of progeny, *albicans* \cdot h *Hookeri* and *rubens* \cdot h *Hookeri*. These two types of easily distinguished plants were found to have different chromosome arrangements, the former possessing a circle of 14 and the latter a circle of 10. Conversely, in cultures which were uniform phenotypically, the same chromosome configuration was present in all plants. While the number of types examined is as yet small, it would seem from this that the various combinations of complexes, not only those making up the wild species, but also those obtained artificially through the crossing of different species, have specific chromosome arrangements, which are of as much diagnostic value as the various phenotypic characters.

Turning now to the main question, as to whether the presence of circles is inherited as a unit character, the evidence seems to suggest the negative. In only 4 of the 11 F_1 cultures was there any resemblance in the matter of chromosome arrangement between offspring and parents. In one case, the F_1 plants all resembled one parent in chromosome configuration. In another case, one type of the F_1 showed an arrangement similar to that of one of the parents, the other type bearing no such relation to either parent. In 2 cases, one type resembled one parent and one type the other parent. But in the 7 remaining cultures, no similarity was to be found between the F_1 and either parent. It is especially interesting to note that in the 3 cases where the chromosome arrangement of the 2 parents was identical, none of the progeny had that arrangement. That the appearance of circles is governed by definite rules can hardly be questioned, for chromosome configuration is uniform in each class of progeny and as characteristic as any other feature. But it would seem that some other explanation than that of Mendelian

inheritance must be found to account for the appearance of the various types of chromosome configuration displayed in the different families.

A second theory to explain the appearance or non-appearance of chromosome circles is one which can also be tested, but the testing must be done largely by genetical means, and will therefore be a matter of considerable time. This theory is to the effect that chromosomes comprising the circles are relatively much more heterozygous than those which are paired, and that it is because of a lack of harmony, due in all probability to genetical dissimilarity, that chromosomes composing the circles fail to pair, and instead, retain into diakinesis their original position in the spireme. The facts which have seemed to support this theory may briefly be recounted.

1. Some of the permanently heterozygous species such as *Lamarckiana* have, in addition to a circle, a pair of chromosomes in diakinesis. The pair behaves independently of the circle in the heterotypic division, and although much smaller in size than the circle, ought to make itself felt to some extent, if it possesses any appreciable number of heterozygous genes. Genetical evidence of a second linkage group in any of the straight species, however, has yet to be obtained, and we are perhaps justified at present in assuming that the pair of chromosomes possesses few if any heterozygous allelomorphs, and hence does not increase the number of kinds of gamete from 2 to 4.

2. As we have seen, certain strains have arisen in the course of genetical experimentation which show none of the genetical peculiarities of the permanently heterozygous species, but are judged by the geneticists to be entirely, or almost entirely homozygous in character. These forms, so far as studied, display an entire absence of unpaired chromosomes. To these forms must be added the spontaneous species *Hookeri*, *grandiflora* (of Davis) and *franciscana*, which give little or no evidence of heterozygosity, and throw no mutants, and in which all or most of the chromosomes are also in the paired condition. The fact that this group, adjudged largely homozygous on genetical grounds, is characterized by paired chromosomes, indicates that in *Oenothera* paired chromosomes are relatively homozygous as compared with the unpaired ones.

3. If this theory be true, it is possible to present, on the basis of observed cytological behavior, a plausible explanation of the appearance of half-mutants and their homozygous segregates. Such an explanation

I have presented elsewhere (Cleland, Proc. 4th Internat. Bot. Congress, 1926).

4. There is much evidence to show that strong genetical dissimilarity is a frequent cause, in many organisms, of the disharmony between chromosomes, which is expressed in the failure of apparent homologues to pair in meiosis. The lack of pairing found in *Oenothera* points strongly toward the hypothesis that the unpaired homologous chromosomes are as dissimilar as though they belonged to different species.

For these reasons, it has seemed to me that on theoretical grounds the hypothesis under consideration is well supported.

In former papers, I have not been more explicit than to state that paired chromosomes are relatively homozygous and unpaired ones relatively heterozygous. I have tried to avoid the statement that paired chromosomes are entirely homozygous, for evidence has been accumulating, especially through the work of Shull, to show that these may, at times, carry heterozygous factors. That such may be the case seems now highly probable in view of recent studies by Oehlkers, mentioned above, of the cross *O. suaveolens* \times *strigosa*. The fact that the F_1 *flava*, with nothing but paired chromosomes, splits in the F_2 into a number of different forms indicates that there were a number of heterozygous genes residing in its chromosomes, in spite of the fact that these were paired. Such a demonstration renders untenable, as Oehlkers has suggested, the belief that chromosome pairing in *Oenothera* necessarily means strict homozygosity. Chromosomes that are entirely homozygous probably always pair, but pairing does not necessarily imply perfect homozygosity. This does not, however, lessen the probability that the unpaired chromosomes are relatively much more heterozygous than those that are paired. Perhaps one may not be far from the truth in suggesting that paired chromosomes in *Oenothera* may exhibit gene conditions ranging from strict homozygosity up through the limits of heterozygosity ordinarily displayed within the normal species, while unpaired chromosomes, on the other hand, are of a degree of heterozygosity ordinarily found only in interspecific hybrids. In other words, their failure to pair is an expression of an amount of heterozygosity quite unusual within normal plant species.

The test of the validity of this hypothesis must come through genetical experimentation of the type begun by Renner, coupled with a cytological study of all of the possible combinations between existing gene complexes. An analysis of the genetic composition of

the various complexes must in time result in a considerable body of information regarding the degree of relationship that exists between them. If the more nearly related complexes, when brought into combination, give plant types with small circles or no circles at all, and the more distantly related ones give on the contrary large circles, the hypothesis will have been substantiated.

On the basis of my hypothesis, some rather interesting suggestions may be made with reference to the interrelationship of some of the complexes which have been studied cytologically. For instance, the (*suaveolens* \times *strigosa*) *flava* (= *flavens* \cdot *stringens*) of Oehlkers, with its absence of circles, is probably less of a hybrid than either of its parents, although these are true-breeding wild species. *Flavens* is more closely akin to *stringens* than it is to *albicans*, its normal associate in making up the species *suaveolens*, for with *albicans* a circle of 12 is formed but with *stringens* all of the chromosomes are paired. In the same way, *stringens* may be less closely related to *deprimens*, its associate in the formation of *strigosa*, than it is to *flavens*, for with the former none of the chromosomes are paired, while with the latter all are paired. It is interesting to see also that the *albicans* of *suaveolens* differs from *flavens* in about the same degree as the *albicans* of *biennis* (see *biennis* \times *suaveolens*, Table 2). Or we may take the case of ^h*Hookeri*. As seen from the chromosome arrangement in the F₁ of the cross *R-biennis* \times *Hookeri*, this complex is apparently quite unlike either ^b*albicans* or *rubens*, but on the other hand, it appears, on similar grounds, to be comparatively closely related to *flavens* (see *Hookeri* \times *suaveolens*). As a further instance, we may cite the 2 species *grandiflora* (of Davis) and *franciscana*, between which a rather close relationship exists, as seen from the chromosome configuration of the F₁s. Since each species has but one type of complex, the cross is identical either way, and the chromosome configuration is naturally the same in the 2 reciprocals.

It seems rather bizarre to suggest that an interspecific hybrid may indeed be less heterozygous than either of its parents, although these are true-breeding wild species, or to intimate that a complex of genes may be more closely related to certain other complexes found in entirely different species than it is to the one with which it is normally associated in the formation of a natural wild race. It is interesting, however, to note that the results obtained by Renner, in analyzing the factorial constitution of the various complexes, while still in a relatively incipient stage, point in some instances in the same direction.

A continuation of work such as Renner's may make it evident in time that the presence of circles in *Oenothera* is in truth an expression of a high degree of heterozygosity, and that the number of paired chromosomes found in the different combinations of complexes may be taken as an indication of the degree of relationship existing between these complexes.

Should the above hypothesis prove to be correct, and should chromosome configuration in *Oenothera* come to be recognized as a criterion by which the relationship of the various complexes may be at least approximately determined, it seems that we shall have at our disposal a further key to some of the secrets of the evolution of the genus.

Literature cited

- Cleland, Ralph E. 1924. Meiosis in the pollen mother cells of *Oenothera franciscana sulfurea*. — Bot. Gaz. 77: 149—170.
- 1926a. Meiosis in the pollen mother cells of *Oenothera biennis* and *Oenothera biennis sulfurea*. — Genetics 11: 127—162.
- (In press). Meiosis in the pollen mother cells of the *Oenotheras*, and its probable bearing upon certain genetical problems. — Proc. of 4th Internat. Bot. Congress, Ithaca, 1926.
- Davis, B. M. 1909. Cytological studies on *Oenothera* 1. Pollen development of *Oenothera grandiflora*. — Ann. Bot. 23: 551—571.
- Oehlkers, Fr. 1926. Erbllichkeit und Zytologie einiger Kreuzungen mit *Oenothera strigosa* (Vererbungsversuche an *Oenotheren* IV). — Jahrb. f. wiss. Bot. 65: 401—446.
- Renner, O. 1925. Untersuchungen über die faktorielle Konstitution einiger komplex-heterozygotischer *Oenotheren*. — Biblioth. Gen. 9: 1—168.
- Schwemmler, J. 1924. Vergleichend zytologische Untersuchungen an *Onagraceen*. — Ber. d. Deutsch. Bot. Gesellsch. 42: 238—243.
- Shull, G. H. 1925. The third linkage group in *Oenothera*. — Proc. Nat. Acad. Sci. 11: 715—718.
- 1926. "Old-gold" flower color, the second case of independent inheritance in *Oenothera*. — Genetics 11: 201—234.

Les Fausses Folles Avoines; Mutations ou Hybrides?

Ch. Crépin

Directeur de la Station de Recherches Agronomiques
de Clermont-Ferrand

Quand on croise *Avena fatua* ou *Avena Ludoviciana* avec *Avena sativa* on obtient une F_1 dont les épillets sont caractérisés par une articulation de *sativa*, — quoique plus large, plus profonde et plus oblique —, par la présence d'une forte arête coudée sur le grain de base seulement, par une pilosité assez accusée de la glumelle inférieure de ce même grain de base qui, en outre, possède une forte touffe de longues soies de chaque côté de l'articulation.

Le caractère une seule arête domine le caractère plusieurs arêtes, mais l'arête de la F_1 est beaucoup plus forte que celle de la *A. sativa* qui a servi de géniteur.

En ce qui concerne l'épillet, la F_2 donne une distribution des phénotypes qui est à peu près la suivante:

1 sauvage + 2 intermédiaires + 1 *sativa*.

Les homozygotes sauvages issus du croisement ont des grains qui, le plus souvent, sont moins poilus que ceux du parent sauvage, mais il n'en est pas toujours ainsi et certains présentent tout autant de poils que leur parent sauvage et en sont indistinguables. En outre, selon les géniteurs employés, les homozygotes sauvages sont noirs, gris, jaunes ou blancs; ils sont à panicule unilatérale ou étalée, avec ligule ou sans ligule, etc . . .

Dans les régions où, comme avoine sauvage, existe seule *Avena fatua* (Nord de la France, l'Europe septentrionale, l'Amérique du Nord), divers auteurs ont trouvé dans les cultures, soit des types comparables aux homozygotes sauvages peu poilus issus du croisement *fatua* \times *sativa*, soit des types comparables à la F_1 du même croisement.

Nilsson-Ehle¹⁾ a attribué l'apparition de ces formes à des mutations. Plusieurs auteurs ont admis sa manière de voir, et aujourd'hui l'on parle couramment de mutations fatuoïdes.

Ces formes sont-elles des mutations ou sont-elles des produits de croisements naturels?

En faveur de l'hypothèse de la mutation, Nilsson-Ehle donne plusieurs arguments qui ont été réfutés par le Dr. Zade dans un très beau travail²⁾.

Les deux principaux arguments en faveur de la mutation sont:

1° *Avena fatua* n'existe pas à Svalof;

2° Les "mutants" ou "atavistes" sont exactement semblables à la variété *sativa* dont ils sont issus, à part les arêtes, les poils du grain et l'articulation qui sont les mêmes que dans *A. fatua*.

Au premier argument, Zade répond que, malgré sa rareté dans le district de Svalof, *A. fatua* peut néanmoins s'y rencontrer, qu'elle s'y trouvait effectivement quelques années auparavant et que les *atavistes* que Nilsson-Ehle y signale peuvent très bien être tout simplement *A. fatua* puisque celle-ci n'est pas toujours distinguishable de ceux-là.

Ajoutons que les échanges de graines peuvent introduire dans les stations, non des grains de folle avoine ou même des grains intermédiaires, mais des grains ayant l'apparence de la variété introduite et résultant du croisement naturel *sativa* ♀ × *fatua* ♂ réalisé l'année de récolte du grain importé.

De tels grains donnent des plantes F₁ *sativa* × *fatua* ou "hétérozygotes fatuoïdes", comme disent aujourd'hui certains auteurs.

Pour le deuxième argument qui a été repris par d'autres auteurs³⁾, voici sa signification: les types fatuoïdes, homozygotes ou hétérozygotes, trouvés dans une variété cultivée, ont la même couleur de grain, la même panicule (unilatérale ou étalée), le même caractère de ligule (présence ou absence) que cette même variété. Pour ces caractères, les types fatuoïdes ne présentent pas de disjonctions dans leur descendance.

La réponse à cet argument semble facile: de tels types fatuoïdes trouvés par les auteurs sont des produits de disjonction du croisement naturel *Avena sativa* × *Avena fatua*, produits ayant fait retour, pour les caractères envisagés, à la variété cultivée dans laquelle on les trouve.

¹⁾ Sveriges Utsädesförenings Tidskrift, 1907, 5.

²⁾ Der Flughafer, 1912.

³⁾ J. Garber — Origin of false wild oats. Journal of heredity, Vol. XIII, No. 1, Janvier 1922.

Ou bien même, ils proviennent du croisement naturel d'un de ces derniers produits avec la variété cultivée.

Mais il est loin que l'on trouve toujours, dans une variété cultivée, des fatuoïdes ayant les caractères principaux de ces variétés; si le cas se produit, nous ne l'avons observé que très rarement et, dans une variété à grain jaune par exemple, les fatuoïdes à grains noirs ou gris sont les plus fréquents.

En faveur de l'hypothèse de l'origine par mutation des plantes fatuoïdes, on a donné dernièrement deux autres arguments:

a) On sait que la germination de *A. fatua* se fait souvent très mal et cette germination retardée a été très bien étudiée par Zade.

Garber et Quisenberry¹⁾ ont comparé la germination de grains de la folle avoine (*A. fatua*) avec celle de grains récoltés sur les plantes ayant fait retour à la forme sauvage dans la F_2 de croisements artificiels *sativa* \times *fatua*, et avec celle de grains récoltés sur des plantes qu'ils considèrent comme des mutations fatuoïdes de variétés cultivées. Les chiffres fournis par les auteurs ne nous paraissent nullement démonstratifs. Les plantes qu'ils considèrent comme avoine sauvage vraie ont donné des grains qui ont germé, selon les plantes, dans la proportion de:

O à 55 % pour les plantes à grains jaunes

O à 25 % pour les plantes à grains noirs.

Parmi les F_2 de divers croisements, nous relevons les chiffres de 16 à 100 %.

Dans ce que les auteurs considèrent comme mutations fatuoïdes: 70 à 100 %.

L'expérience est intéressante, mais elle ne nous semble parler en faveur ni de l'une, ni de l'autre théorie sur l'origine des types fatuoïdes, puisque certaines plantes dites avoines sauvages vraies donnent des grains qui germent dans la proportion de 55 %, alors que, parmi les plantes qui sont considérées comme mutations, certaines donnent des graines qui germent à raison de 70 %; la différence n'est pas tellement grande qu'elle permette de se prononcer. En outre, la germination des graines de toutes ces plantes est tellement capricieuse que, dans une expérience de cette nature, il faut qu'elles soient rigoureusement récoltées au même stade de maturité, ce qui n'est pas d'une réalisation

¹⁾ Delayed germination and the origin of false wild oats. Journal of Heredity, Vol. XIV, No. 6, Sept. 1923.

très facile. Une autre remarque à faire, c'est que nous ne comprenons pas comment les auteurs arrivent à distinguer une folle avoine vraie à grain jaune, par exemple, d'une fausse folle avoine (mutation fatuoïde) et à les ranger dans deux catégories distinctes.

b) L'autre argument en faveur de l'origine par mutation des avoines fatuoïdes a été donné dernièrement par Huskins¹⁾ qui a étudié la réduction chromatique dans les cellules mères des grains de pollen de quelques plantes d'*Avena sativa*, d'*Avena fatua*, d'homozygotes et d'hétérozygotes fatuoïdes, de $F_1 \text{ sativa} \times$ homozygote fatuoïde. Chez deux variétés d'*A. sativa* et chez *A. fatua*, aucune irrégularité n'est notée; mais pour toutes les autres, des irrégularités apparaissent.

Abusivement, ce nous semble, l'auteur en tire la conclusion que les types fatuoïdes proviennent de mutations et non de croisements. D'ailleurs, la méthode employée ne nous paraît pas pouvoir conduire à une conclusion certaine, car l'examen microscopique des phénomènes étudiés laisse toujours une trop large part à l'interprétation. En outre, si conclusion il y a à tirer, il faudrait procéder méthodiquement, c'est-à-dire étudier une lignée de *A. sativa*, une lignée de *A. fatua* et les produits de leur croisement, en même temps que les soi-disant mutations fatuoïdes trouvées dans la même variété de *A. sativa*.

* *

Depuis plusieurs années, nous nous sommes attaché à l'étude génétique du genre *Avena* et nous avons naturellement été amené à nous occuper de l'origine des types fatuoïdes que l'on rencontre dans les cultures. Disons que rien ne nous permet de penser que ces types sont issus de mutation; tout permet au contraire de croire à leur origine hybride.

Dans notre pépinière, les planches ont 1m50 de large, les rayons sont tracés dans le sens de la largeur et, dans chacun d'eux, on ne sème jamais que les grains provenant d'une seule panicule, de sorte que l'ascendance maternelle directe des plantes garnissant le rayon est toujours parfaitement connue. De cette manière, nous n'avons jamais observé la transformation d'un type *sativa* en type *fatua* ou inversement; par contre, ce que nous observons de temps à autre, aussi bien dans *sativa* que dans *fatua*, c'est l'apparition d'un individu exactement semblable à la F_1 du croisement artificiel *A. sativa*

¹⁾ Genetical et cytological studies of the origin of False Wild Oats. Scientific Agriculture, Vol. VI, No. 9, 1926.

× *A. fatua*; c'est ce que certains auteurs appellent un hétérozygote fatuoïde. Ce type intermédiaire, semé l'année suivante, montre une disjonction en *fatua*, en intermédiaires et en *sativa*.

Donc, *A. fatua* ne semble jamais sortir directement de *A. sativa* qui, par contre, donne parfois naissance à un type intermédiaire qui se disjoints l'année suivante en *sativa* et en *fatua*, tout comme l'hybride artificiel. Pourquoi alors ne pas admettre tout bonnement que ce type intermédiaire est un hybride naturel?

Pour expliquer quand même l'apparition des types fatuoïdes par la mutation, Nilsson-Ehle a recours à l'hypothèse de de Vries qui consiste à admettre une mutation intéressant seulement l'un des gamètes qui entrent en conjugaison, laquelle par conséquent donne naissance à un hybride qui, comme tous les hybrides, est appelé à se disjoindre. C'est aller bien loin chercher une hypothèse ingénieuse pour éclairer un fait qui reçoit une explication bien plus simple et bien plus logique dans la fécondation croisée naturelle.

Faudra-t-il admettre aussi qu'un grain de *A. fatua* qui donne naissance à une plante intermédiaire qui se disjoints l'année suivante est le produit de la conjugaison d'un gamète normal *fatua* et d'un gamète ayant subi une mutation dans le sens de *sativa*?

Ce n'est pas tout. *A. fatua* existe dans toute la France; *A. Ludoviciana* est une espèce méridionale qui remonte cependant jusque dans le Centre; elle est très abondante dans la plaine de la Limagne, où nous poursuivons nos travaux. Tant que *A. fatua* est la seule espèce sauvage accompagnant *A. sativa*, on ne trouve au milieu de celle-ci que des types fatuoïdes; mais dès qu'apparaît *A. Ludoviciana* — (qui est une forme de *A. sterilis*) — on rencontre en abondance des types qui ont tous les caractères de *A. Ludoviciana*, mais qui sont noirs, gris, jaunes ou blancs et relativement peu poilus; bref, ils sont à *A. Ludoviciana* ce que les types fatuoïdes sont à *A. fatua*¹⁾. Faut-il les considérer comme des mutations de *A. sativa* vers *A. Ludoviciana*? Il serait au moins curieux d'admettre que *A. sativa* donne des mutations fatuoïdes en présence de *A. fatua* et des mutations "stériloïdes" en présence de *A. sterilis*²⁾.

¹⁾ Ch. Crépin, Hybridation naturelle chez l'avoine. C. R. Acad. Agri. France. Année 1925, No. 36.

²⁾ Denaiffe, Colle et Sirodot, dans la 2^e édition de leur livre "L'avoine" déclarent avoir trouvé dans l'avoine grise d'hiver un type "stériloïde" gris résistant au froid. Ils considèrent ce type comme une mutation de l'avoine grise

Nous rapportons ci-après une expérience que nous venons de réaliser. En 1925, à la Station de recherches agronomiques de Clermont-Ferrand qui venait d'être créée, nous ensemençons un petit champ avec l'avoine jaune von Lochow caractérisée par l'absence presque complète d'arête; la semence est parfaitement pure. Au moment de l'épiage, nous constatons dans le champ une abondance extraordinaire de folles avoines des types *A. fatua* et *A. sterilis*. Avant la maturité, le champ est épuré par l'arrachage de tous les pieds de ces folles avoines qui ont fleuri à peu près en même temps que fleurissait l'avoine cultivée. En 1926, le grain récolté dans ce champ, grain parfaitement jaune et exempt de tout garin coloré, sert à ensemencer une parcelle de terrain qui recevait des cultures potagères depuis de longues années. En 1925, pas plus d'ailleurs qu'en 1926 et en 1927, nous n'y avons constaté une seule plante de folle avoine. Après l'épiage, vers l'approche de la maturation, notre parcelle nous montre, de-ci, de-là, une plante tout à fait comparable à la F_1 d'un croisement artificiel *A. sativa* \times *A. fatua* ou *A. sativa* \times *A. Ludoviciana*¹⁾.

16 de ces plantes ont été semées en 1927 et 8 d'entre elles ont donné les disjonctions: *fatua*, intermédiaires, *sativa*; les 8 autres ont donné: *Ludoviciana*, intermédiaires, *sativa*.

Est-il possible d'admettre que dans la récolte 1925, certains grains *sativa* sont le produit de deux gamètes de la même plante *sativa* dont l'un est resté normal et l'autre a subi une mutation vers *fatua*, alors que d'autres grains *sativa* sont le produit de deux gamètes dont l'un est resté normal et l'autre a subi une mutation vers *sterilis*? Cela deviendrait véritablement de la fantaisie.

Bien mieux, dans la région de Clermont-Ferrand, certains types sauvages à apparence de *A. sterilis* donnent une descendance composée de *A. fatua* et de *A. sterilis*. Faudra-t-il admettre aussi que certains gamètes de *A. sterilis* subissent une mutation vers *A. fatua*? Ces types à apparence de *A. sterilis* et à descendance de *A. fatua* ont une grande

d'hiver. Il nous paraît beaucoup plus normal d'admettre qu'il s'agit là d'un hybride naturel *A. grise d'hiver* \times *A. Ludoviciana* introduit avec d'autres semences de régions plus méridionales. (Les auteurs poursuivent leurs travaux dans les Ardennes). Car on admettra difficilement qu'aucun des auteurs qui se sont occupés de la question, en Allemagne, en Suède, au Canada, aux Etats-Unis, n'ait observé de mutations stériloides si celles-ci se produisent réellement dans *A. sativa*; il est tout naturel de penser qu'ils n'ont rien observé de tel parce que *A. sterilis* n'existe pas dans les régions où ils ont poursuivi leurs investigations.

¹⁾ Les deux croisements F_1 sont très difficilement distinguables.

analogie avec les produits F_1 du croisement artificiel *A. sterilis* \times *A. fatua*. N'est-il pas tout bonnement logique de les considérer comme des hybrides naturels *A. sterilis* \times *A. fatua*?

En résumé, à notre avis, les types fatuoïdes trouvés dans les cultures sont d'origine hybride parce que:

1^o à notre connaissance, on n'a jamais observé la descendance directe et certaine d'un type *sativa* en type fatuoïde (homozygote fatuoïde);

2^o ce que l'on observe assez fréquemment c'est, d'un grain né sur une panicule de *sativa*, la naissance d'un type intermédiaire (hétérozygote fatuoïde) indistinguishable de la plante F_1 *A. sativa* \times *A. fatua* et qui donne la même descendance;

3^o le même type intermédiaire peut naître d'un grain appartenant à une plante *A. fatua*;

4^o dans les régions où *A. Ludoviciana* existe dans les cultures en même temps que *A. fatua*, on rencontre tout aussi bien des types stériloïdes que des types fatuoïdes, alors que dans les régions où la folle avoine n'est représentée que par *A. fatua* l'on ne rencontre dans les cultures que des types fatuoïdes. A notre avis, cette influence déterminante de l'une et l'autre espèce sauvage ne saurait raisonnablement s'expliquer que par l'hybridation naturelle, d'autant plus que le croisement entre elles des trois espèces *A. sativa*, *A. fatua*, *A. sterilis*, et dans n'importe quel sens, se réalise avec la plus grande facilité.

Diskussion

Herr Nilsson-Ehle-Svalöf: Selbstverständlich werden natürliche Kreuzungen zwischen *Avena sativa* und *Avena fatua* vorkommen können. Der Grund aber, weshalb man bei den von mir untersuchten Fatuoiden unbedingt eine mutative Entstehung annehmen muß, ist u. a., daß die neu entstandenen Typen mit Ausnahme des Fatuoidcharakters in allen anderen Hinsichten mit der reinen Linie, aus der sie entstanden sind, übereinstimmen. Wenn z. B. eine reine Linie den einseitigen Rispen-typus (Fahnenhafer) besitzt, dann sind ihre Fatuoiden auch einseitig. Wenn sie gelbkörnig ist, dann sind auch die Mutationen gelb. Bei Weißhafer sind die Mutationen weiß, bei Schwarzhäfer schwarz usw. Auch die vielen kleinen charakteristischen Linienmerkmale beim Hafer werden beibehalten. Alle diese Tatsachen sind in diesen Fällen mit der Annahme von Kreuzung als Ursache vollkommen unvereinbar.

Mr. Huskins-Merton-London: Against the four points made by M. Crépin in his summary, I would say:

1. One does find the "homozygous fatuoid" arising directly from the normal *A. sativa*. The clearest case is, perhaps, that of the chimaera described in my paper yesterday, but there are others also.

2. The intermediate type plant found may have been a natural cross with *A. fatua*. If so this has no bearing on the fatuoid problem.

3. This intermediate plant may also have arisen by natural crossing.

4. It may be that *sterilis* derivatives are cultivated in regions where *A. sterilis* also occurs, but in any case, the discovery I have described of a single panicle bearing both fatuoid and steriloid grains reduces the importance of the distinction.

It is obvious that natural crossing of *A. sativa* with either *A. fatua* or fatuoids will produce intermediate types, but all the positive evidence available indicates that the origin of the fatuoid complex is through chromosome mutation. This evidence has been published elsewhere and need not be discussed here.

Die Vererbung der menschlichen Phlebektasien

F. Curtius

Medizinische Universitätspoliklinik, Bonn

Referat

(Die ausführliche Arbeit erscheint im Deutschen Archiv für Klinische Medizin)

Die schon verschiedentlich hervorgehobene Erbllichkeit der Bein-Varizen wurde seit dem Eindringen exakt vererbungsbiologischer Methodik in die Medizin noch nicht untersucht. Hier greifen die Untersuchungen ein und weisen den regelmäßig einfach dominanten Erbgang der einfachen und varikösen Phlebektasien nach. Durch den späten Manifestationstermin ist eine summarisch-statistische Erfassung nicht möglich. Sie erübrigt sich aber auch durch die eindeutige Sprache des Stammbaummaterials, das auszugsweise demonstriert wird. Wie schon früher betont, ist die Varikosis nur Teilerscheinung einer allgemeinen Mesenchymchwäche. Korrelationsstatistischer Nachweis der genetischen Beziehung zwischen Varikosis und Hernien. Wahrscheinlich ist ein Gen „Mesenchymchwäche“ als genotypisches Substrat dieser Zustände anzunehmen, auch histologische Befunde an eigenen Fällen erweisen das. Die phänotypische Manifestation wird weitgehend durch paratypische Faktoren bestimmt.

Weiterhin wurde korrelationsstatistisch die ja auch schon lange bekannte Beziehung zwischen Varizen und Hämorrhoiden erfaßt und darüber hinaus auf Grund zahlreicher eigener und anderer Befunde die Varikosis als Erkrankung des gesamten Venensystems bezeichnet. Damit hängt auch die verfolgte Bedeutung des „*Status varicosus*“ für zwei Erkrankungen, das *Glaucoma simplex* und die Syringomyelie, zusammen.

Diskussion

Herr **Czellitzer**-Berlin stellt die Frage, ob die Häufigkeit der Varizen in der entsprechenden allgemeinen Bevölkerung in Vergleich gesetzt

wurde zu der Häufigkeit in den untersuchten Varizenfamilien. Ferner, wie waren die absoluten Zahlen für die Betroffenen und deren Geschwister?

Schließlich, sind vom Vortragenden die Weinbergschen Geschwistermethoden angewandt worden?

Herr **Curtius-Bonn**:

1. Häufigkeit des Befallenseins an Bein-Varikosis
zirka 11% ♂ u. nullipare ♀
zirka 31% ♀, die geboren haben.
2. Die Weinbergschen Methoden wurden nicht angewandt.
3. Es wurden bisher rund 1200 Fälle untersucht.








Die Vererbung hochgradiger Kurzsichtigkeit (auf Grund einer 27jährigen Sammelforschung)

Arthur Czellitzer

Berlin

(Mit 1 Textfigur)

Meine Untersuchung gründet sich auf „Familienkarten“, die ich seit 27 Jahren für eine große Zahl von Augenleiden — oder richtiger gesagt: Eigenschaften des menschlichen Auges anlege. Sie enthalten außer dem Primärpatienten, dem sog. Probandus, dessen Geschwister, die Eltern, Großeltern, Onkel, Tanten, Cousins und Cousinen. Ferner die Angabe, ob Blutsverwandtschaft vorliegt; das Geburtsjahr des Vaters, der Mutter und der Kinder also für jedes Einzelne das Zeugungsalter. Sodann Namen, Buchnummer. Schließlich die Sehschärfe und die Refraktion.

Für hochgradige Kurzsichtigkeit sind im ganzen 911, also nahezu 1000 Familienkarten vorhanden, freilich nicht alle in allen Stücken gleichmäßig ausgefüllt. Soweit es ging, habe ich alle Personen selber untersucht, meist war dies nicht für alle möglich (schon wegen der Verstorbenen!). Ich habe, sowohl auf den Karten wie auch nachher bei der Verarbeitung, durch eine bestimmte Markierung auseinandergehalten, was „untersucht“ und was „eruiert“ ist. Es bedeutet:  = eruiert hochmyopischer Mann,  = untersuchter hochmyopischer Mann,  = eruierte freie Frau,  = untersuchte freie Frau,  = ein als kleines Kind verstorbener Knabe,  = ein ebensolches Mädchen,  = ein Mann, dessen Refraktion fraglich blieb.

Diese Differenzierung ist, wie mir scheint, eine Notwendigkeit. Auf den meisten medizinischen Stammbäumen wird nicht auseinandergehalten, ob eruiert oder untersucht, obgleich die Beweiskraft je nachdem sehr verschieden ist. Die Untersuchung erstreckt sich nicht auf Myopie im allgemeinen, sondern nur auf hochgradige, die in Übereinstimmung mit den meisten Autoren und der ehemaligen Vorschrift bei Prüfung auf

Militärtauglichkeit bei 6 Dioptrien, also Fernpunkt in 160 mm angenommen wurde¹⁾. Doch zeigte eine Vergleichung der Familien mit einem Probandus von über 9 Dioptrien gegenüber den Familien, wo der Probandus nur eine Myopie von 6 bis 9 Dioptrien hatte, daß ein wesentlicher Unterschied nicht bestünde.

I.

Ist die hochgradige Myopie ein erbliches Leiden?

Zu einer exakten Beantwortung dieser Frage muß die Häufigkeit in der Gesamtbevölkerung verglichen werden mit der in solchen Familien. Nach Schwiening betrug unter den Einjährig-Freiwilligen die Häufigkeit der Hochmyopen (nämlich 6 Dioptrien und darüber, wie in meinem Material) 1,7 %. Bei Arbeitern ist sie noch seltener, dürfte also in meinen Familien höchstens 1,7 % betragen. Ich fand unter 2980 eruierten Kindern (nach Abzug der Verstorbenen respektive sonst nicht Erreichbaren) in meinen Familien 1086 Myopen, also 36 %. Aus Gründen, die Weinberg oft dargetan hat, darf man aber in so ausgelesenem Material nur die Geschwister der Probanden in Rechnung setzen. Tut man dies, und zwar in jeder Familie nur einen Probandus annehmend, sogenannte „Probandenmethode“, so erhält man auf 2196 Geschwister 304 Myopen, mithin eine Häufigkeit von rund 14 %. Also etwa achtmal so häufig, wie in der allgemeinen Bevölkerung. Nun ist auf die Entstehung der Myopie die Lebenslage, die Ernährung, die Wohnung, Infektionen anerkanntermaßen ohne jeden Einfluß; die Naharbeit, von der dies behauptet wird, spielt bei diesen Familien keineswegs eine größere Rolle als bei den Einjährigen, die doch Untersekunda absolviert haben. Folglich kann die erbliche Belastung, die eben in diesen Familien vorhanden ist, allein die Ursache der achtfachen Häufigkeit sein.

Wendet man anstatt der „Probandenmethode“ die „Geschwistermethode“ an, d. h. setzt man die Geschwister für jede Familie nicht bloß einmal an, sondern so oft als Myopen da sind, so erhält man unter 3590 Geschwistern 890 Myopen, mithin 25 %, also eine noch viel höhere Häufigkeit, etwa fünfzehnmal so hoch als in der Bevölkerung.

¹⁾ Das gilt für Erwachsene jenseits der Pubertät. Ganz vereinzelt sind Kinder unter zehn Jahren, wenn sie 4 Dioptr. aufwiesen, mit als Hochmyopen angesetzt worden, weil sie nach augenärztlicher Erfahrung sich zu solchen später entwickeln.

II.

Hochgradige Kurzsichtigkeit und Geschlecht

Die nächste Frage ist die, ob das Geschlecht irgendeine Rolle spielt. Hierin ist einbeschlossen, ob etwa eine geschlechtsbegrenzte oder geschlechtsgebundene Vererbung vorliegt.

Sieht man zunächst die Primärfälle an, also in jeder Familie nur ein betroffenes Kind, nämlich dasjenige, das zuerst zum Arzt kam, so haben wir 911 Familien (die Zahl ist höher als im vorigen Abschnitt, weil hier diejenigen mitgerechnet werden konnten, über die keine Geschwistererfahrungen zu eruieren waren). Hiervon sind 428 Sohnfamilien, nämlich mit einem männlichen Primärfall, gegen 483 Tochterfamilien, also Geschlechtsverhältnis 47,1 % ♂ gegen 52,9 % ♀ mit einem mittleren Fehler von $\pm 1,65$ %. Nun könnte man einwenden, daß aus irgendwelchen Gründen mehr weibliche Myopen den Augenarzt aufsuchen als männliche, obgleich die Eitelkeit der Frau, die sie ungern Gläser tragen läßt, gegen diesen Einwand spricht. Die exakte Lösung liegt auch hier in einer Betrachtung der Geschwister und sonstigen Verwandten, weil diese sicher kein ausgelesenes, sonstwie beeinflusstes Material darstellen.

Man findet im ganzen 126 Brüder, 93 Väter, 84 Onkels, 37 Vettern und 29 Großväter, zusammen 369 männliche kurzsichtige Verwandte gegen 170 Schwestern, 137 Mütter, 107 Tanten, 36 Kusinen und 28 Großmütter, zusammen 478 weibliche Kurzsichtige. Das sind 43,57 % Männer gegen 56,43 % Weiber bei einem mittleren Fehler $\pm 1,705$ %. Der dreifache Fehler wäre 5,115 %. Also selbst wenn man dreifachen Fehler zuaddiert, ergibt sich für Männer erst 48,68 %, immer noch ein Überwiegen der Frauen¹⁾.

Für eine monomer geschlechtsgebundene Vererbung ist aber diese Differenz zwischen Männern und Frauen viel zu gering. Wir wissen, daß bei monomer dominanter Geschlechtsgebundenheit etwa doppelt soviel Weiber betroffen werden als Männer, also unter 100 Myopen müßten herauskommen 33,33 % ♂ gegen 66,66 % ♀. Hingegen bei geschlechtsgebundener monomerer Rezessivität (Typus Farbenblindheit) noch viel stärkere Differenz, nämlich etwa 20 % ♂ gegen 80,0 % ♀. Diese einfachen Formen der Geschlechtsgebundenheit kommen also bei der Hochmyopie bestimmt nicht in Betracht.

¹⁾ Sondert man die Familien mit freien Eltern von denen mit einem belasteten Elter, so erhält man wenig Unterschied. Nämlich im ersten Falle 118 ♂, gegen 163 ♀, gleich 42 % zu 58 % und im zweiten Fall 217 ♂ zu 283 ♀, gleich 43,4 % zu 56,6 %.

Immerhin ist die Frage, warum mehr Frauen myopisch sind als Männer, damit nicht gelöst. Es wäre unzulässig, sich in Vermutungen zu ergehen, ob vielleicht die (oft angeschuldigte) pathologische Dehnbarkeit der Augenwandung, die zur Ausweitung des hinteren Augenpols führen soll, beim weiblichen Geschlecht größer sei als beim Manne. Für die Erklärung brauchen wir nicht Hypothesen, sondern vergleichende anatomische Untersuchungen und die fehlen meines Wissens noch völlig.

III.

Die Bedeutung der Blutsverwandtschaft

Schon im letzten Jahrzehnt des vorigen Jahrhunderts hatte sich eine Literatur über die „Inzucht als Ursache der hohen Kurzsichtigkeit“ gebildet. Heute wissen wir, daß nicht die Inzucht als solche bei den Kindern hochgradige Kurzsichtigkeit hervorruft, sondern daß hier eben gleichgeartete Menschen sich paaren. Die Wahrscheinlichkeit, daß ein heterozygoter Mann in der blutsverwandten Gattin ebenfalls auf eine Heterozygotin trifft und somit eine rezessive Eigenschaft herausmendet, ist viel größer, als wenn derselbe Mann irgendeine nicht verwandte Frau zum Altare führt. Nur in diesem Sinne, als Hinweis auf etwaige Rezessivität, hat die Häufung konsanguiner Ehen bei einer Anomalie Interesse, und deshalb wollen wir prüfen, wie es bei unserem Material damit steht.

	A	B	C	D
	Beide Eltern frei	Ein Elter betroffen, ein Elter frei	Andere Familien	Alle zusammen
Untersuchte Ehen . . .	469	181	63	713
Davon: nicht blutsver- wandte Ehen.	460	174	61	695
blutsverwandte Ehen	9	7	2	18
Prozentsatz	1,92%	3,87%	3,17%	2,52%

Bei 713 Myopenfamilien konnte mit Sicherheit festgestellt werden, ob die Eltern blutsverwandt seien.

Von der Berliner Statistik werden nur Ehen von Geschwisterkindern, Onkel-Nichte und Tante-Neffe als konsanguin aufnotiert;

solche fanden sich in den Jahren 1896 bis 1913: 0,62 %. Um meine Ziffer mit dieser Statistik zu vergleichen, muß eine meiner 18 Ehen fortbleiben, wo die Großmütter Kusinen waren. Die anderen 17 Ehen verteilen sich so, daß einmal „Tante-Neffe“, zwei „Onkel-Nichte“ und 14 Geschwisterkinder. Das würde ergeben: 17 zu 713 also 2,38 % mit mittlerem Fehler $\pm 0,57$ %. Zieht man den dreifachen Fehler von dieser Häufigkeit ab, so erhält man $2,38 - 1,71 = 0,67$ %, das ist fast genau dieselbe Häufigkeit wie in der allgemeinen Bevölkerung Berlins. Jedenfalls liegt die Differenz meines Materials gegen die Bevölkerung noch im Bereich des dreifachen mittleren Fehlers.

Übrigens sehr im Gegensatz zu anderen Augenleiden wie z. B. Schielen, wo ich seinerzeit¹⁾ 5,24 % $\pm 1,375$ % fand, d. h. bei dreifachem Fehler immer noch doppelt soviel als der allgemeinen Bevölkerung.

Eine genauere Betrachtung der blutsverwandten Ehen ergibt keinerlei Besonderheiten. Keinesfalls ist etwa hier die „Intensität“ der Vererbung stärker und etwa mehr Kinder als sonst betroffen.

IV.

Der Erbgang der hohen Kurzsichtigkeit

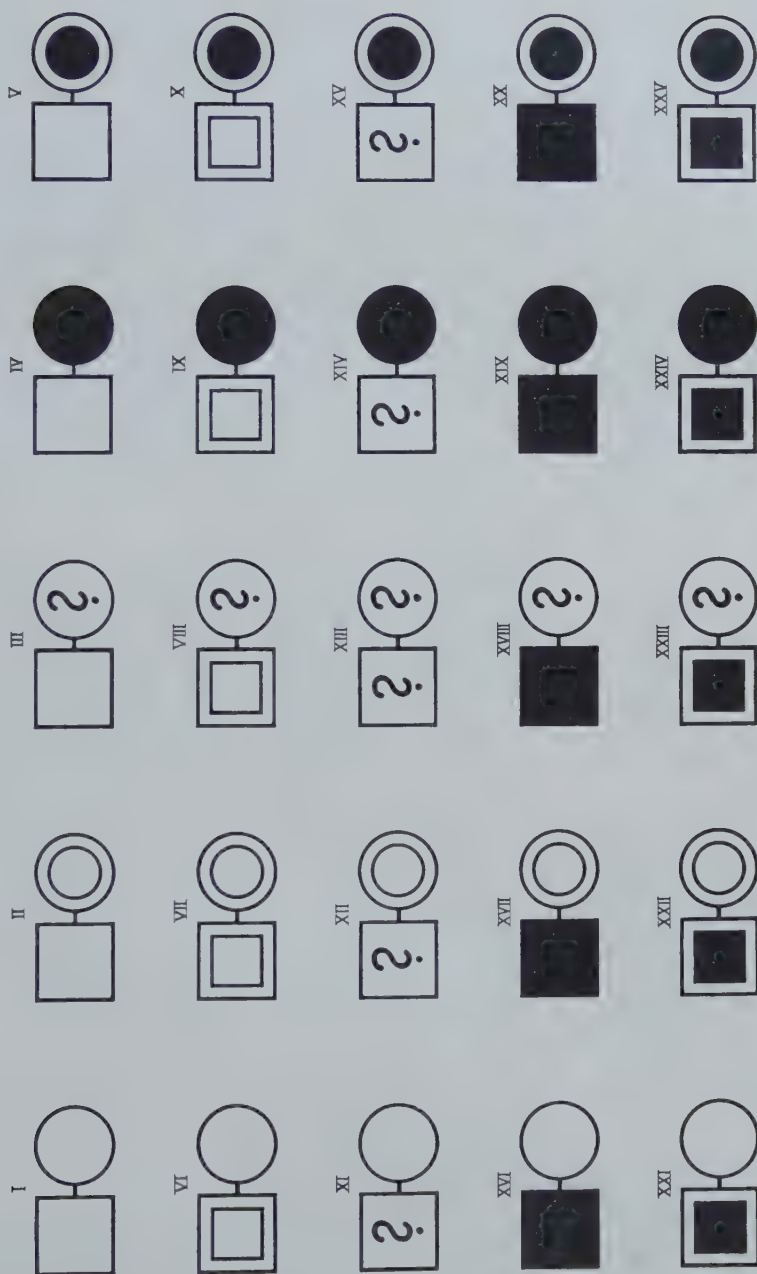
Die nächste Frage ist die: „Liegt der Hochmyopie, wie dies auf Grund von unzureichendem Material behauptet worden ist, ein monohybrider (monomerer) Erbgang zugrunde? Gibt es einen einzigen Faktor, dessen Anwesenheit oder Abwesenheit die Anomalie bedingt?“

Zu diesem Zwecke genügt es nicht, die Geschwister aller Myopen zu betrachten. Vielmehr müssen wir sondern je nach der Beschaffenheit der Eltern diejenigen Fälle, deren Eltern auch Myopie aufweisen von denen, deren Eltern frei sind. Die ersteren nannte man früher wohl „von Elternseite her erblich belastet“, heute gemäß Mendel „Kinder aus Rückkreuzung“ (wenn nur ein Elter betroffen) resp. aus „homozygoter Myopenehe“ (wenn beide Eltern myopisch). Hingegen stammen die myopischen Kinder phänotypisch-gesunder Eltern, die beide nicht myopisch sind, natürlich aus Heterozygoten-Paarung.

Wenn wir wiederum mit ○ die angeblich gesunden Frauen, also die eruiert Gesunden bezeichnen, mit ⊙ die untersucht gesunden Frauen, mit ■ die angeblich myopischen Männer, mit ■ die untersuchten Myopen, mit [?] die fraglichen Männer und mit [?] die fraglichen Frauen, so sind folgende Ehekombinationen möglich (vergl. Fig. 1).

¹⁾ Arch. f. Rass.-Biol. Band XIV, S. 377.

Fig. 1.
Schema der Ehe-Kombinationen



Nur vier von diesen Kombinationen, nämlich XII, XVIII, XX und XXV kamen nicht zur Beobachtung; alle anderen wohl, aber in sehr verschiedener Frequenz. Die weitaus stärkste Gruppe war „I“ mit 482 Familien, dann „IV“ mit 104, dann „XVI“ mit 74, während die anderen Gruppen viel kleiner waren.

Jede dieser 21 Gruppen von Familien wurde zunächst für sich nach Weinberg aufgearbeitet. In allen Tabellen enthielt die erste Kolonne die Anzahl der einschlägigen Familien; die zweite diejenige aller Kinder (auch der verstorbenen) = k , die dritte die Zahl der eruierten Kinder = p (also nach Abzug der verstorbenen oder sonst fraglich gebliebenen), die vierte = x die Zahl aller myopischen Kinder, die fünfte „ $p-1$ “ die Zahl der eruierten Geschwister, die natürlich in jeder Familie um 1 kleiner ist als p . Die nächste Kolonne „ $x-1$ “ bedeutet die Zahl der myopischen Geschwister, die stets um 1 kleiner ist als die der myopischen Kinder, weil der Primärpatient, der Probandus in Abzug kommt.

	Zahl der Familien	Gesamtkinderzahl	Zahl der eruierten Kinder	Zahl der myopischen Kinder	Die Probanden hatten		Alle Myopen hatten	
	F	k	p	x	$p-1$	$x-1$	$x(p-1)$	$x(x-1)$
Beide Eltern frei	510	2925	1948	658	1439	149	2151	417
Patropositive Eltern . . .	85	470	347	139	262	56	508	170
Matropositive Eltern . . .	121	676	469	201	348	80	646	252
Eltern „fraglich“	62	341	193	75	131	13	177	26
Beide Eltern belastet	6	22	16	13	10	7	—	—
	784	4434	2973	1086				

Die Proportion $(x-1)$ zu $(p-1)$ stellt dann nach Weinberg zahlenmäßig dar, wieviele unter den Geschwistern des Probandus kurzsichtig waren, also die wahre Häufigkeit nach der Probanden- oder sogenannten

reduzierten Methode. Wenn man aber diese Betrachtung für alle Myopen durchführt, nicht bloß für die Probanden, so ermöglichen dies die beiden nächsten Kolumnen: $x(p-1)$ ist die Anzahl aller Geschwister aller Myopen und die nächste Spalte: $x(x-1)$ die Zahl aller myopischen Geschwister aller Myopen. Das Verhältnis $\frac{x(x-1)}{x(p-1)}$ gibt dann die wahre Häufigkeit nach der Geschwistermethode.

Anstatt die vielen Hunderte von Familien alle hier abzudrucken, sei es gestattet, sie zusammenzufassen in fünf große Abteilungen: 1. beide Eltern frei; 2. Vater kurzsichtig, Mutter frei, also patropositive Eltern; 3. Mutter kurzsichtig, Vater frei, also matropositive Eltern; 4. ein oder beide Eltern „fraglich“, d. h. nicht eruierbar, 5. beide Eltern kurzsichtig (siehe nebenstehende Tabelle).

Hieraus ergeben sich nach den Formeln

$$\frac{x-1}{p-1} \text{ und } \frac{x(p-1)}{x(x-1)}$$

folgende Werte für die Häufigkeit der Myopie:

	Reduktions- oder Probandenmethode	Geschwister- methode
Beide Eltern frei	10,4 % \pm 0,80 %	19,4 % \pm 0,8525 %
Patropositive Eltern	21,4 % \pm 2,535 %	33,4 % \pm 2,085 %
Matropositive Eltern	23,0 % \pm 2,25 %	39,0 % \pm 1,92 %
Patro- und matropositive zusammen, d. h. eines der Eltern belastet	22,3 % \pm 1,685 %	36,56 % \pm 1,415 %
Beide oder eines der Eltern fraglich	9,9 % \pm 2,6 %	14,7 % \pm 2,66 %
Beide Eltern belastet	70,0 % \pm 14,5 %	

Aus diesen Zahlen ergibt sich folgendes: dominant und monohybrid kann der Erbgang nicht sein, denn sonst könnten nicht zwei nicht-myopische Eltern ein myopisches Kind haben, wie ich das in 510 Familien gefunden habe. Aber auch der monohybrid rezessive Erbgang paßt nicht! Denn nach ihm müßte zu erwarten sein für die Gruppe „Beide Eltern frei“ 25 % und für die Gruppe „Ein Elter frei, der andere belastet“ 50 %. Selbst bei Hinzuzählung des dreifachen mittleren Fehlers kommen bei der Reduktionsmethode nur 12,8 % und bei der Geschwistermethode nur 21,9 % zustande, und noch größer ist das Manko bei der Gruppe „Ein Elter belastet“, denn hier liefert die Pro-

bandenmethode einschließlich dreifachen Fehlers nur 27,3 % anstatt 50 %, und bei der Geschwistermethode ebenfalls inklusive dreifachen Fehlers nur 40,8 % anstatt 50 %!

Nun wollen wir einmal prüfen, inwieweit die Annahme zweier rezessiver Faktoren, wie ich sie schon vor fünf Jahren für den Erbgang des Schielens wahrscheinlich gemacht habe¹⁾, geeignet wäre, unsere Befunde zu erklären. Angenommen, daß hochgradige Kurzsichtigkeit auf den beiden rezessiven Faktoren „k“ und „u“ beruhe, also nur aufträte, wenn im Erbplasma kkuu vorhanden ist, während der Normale, oder richtiger gesagt der Nicht-Hochgradigmyopische mindestens ein „K“ oder „U“ in seiner Erbmasse hat. Dann sind für einen solchen Nichtkurzsichtigen acht verschiedene Typen denkbar:

Typus	I	KKUU
Typus	II	KKUu
Typus	III	KKuu
Typus	IV	KkUU
Typus	V	KkUu
Typus	VI	Kkuu
Typus	VII	kkUU
Typus	VIII	kkUu

Theoretisch gäbe es also bei der „Ehe zwischen zwei Nichtmyopen“ 64 Möglichkeiten, wie sich diese acht Typen kombinieren können. Diese Zahl reduziert sich dadurch sehr wesentlich, daß in meinem Material nach der Art seiner Gewinnung nur solche Ehen vorhanden sein können, in denen mindestens ein myopisches Kind da ist. Eltern eines solchen Kindes können aber nur Menschen werden, die in ihrer Erbformel die Gameten „k u“ besitzen und das sind ausschließlich die drei Typen

V nämlich K k U u	} nur diese erzeugen den Typus IX: kkuu
VI nämlich K k u u	
VIII nämlich k k U u	

Alle anderen Typen kommen für die Gruppe „Eltern frei“ gar nicht in Betracht. Zwischen diesen drei Typen sind denkbar sechs Ehekombinationen: V \times V, V \times VI, V \times VIII, VI \times VI, VI \times VIII, VIII \times VIII. Mit Hilfe des bekannten 16 Felder-Schemas finden wir für diese sechs Ehen folgende Kinder (IX bedeutet also k k u u):

¹⁾ Arch. f. Rassen-Biol., Bd. XIV, S. 377.

	KU	Ku	kU	ku
KU	I	II	IV	V
Ku	II	III	V	VI
kU	IV	V	VII	VIII
ku	V	VI	VII	<u>IX</u>

Typus V (von der Formel KkUu) gepaart mit Typus V (Formel KkUu)
gibt unter 16 Kindern 1 Myopen

	KU	Ku	kU	ku
Ku	II	III	V	VI
Ku	II	III	V	VI
ku	V	VI	VIII	<u>IX</u>
ku	V	VI	VIII	<u>IX</u>

Typus V (Formel KkUu) gepaart mit Typus VI (Formel KkUu) gibt unter
16 Kindern 2 Myopen

	KU	Ku	kU	ku
kU	IV	V	VII	VIII
ku	V	VI	VIII	<u>IX</u>
kU	IV	V	VII	VIII
ku	V	VI	VIII	<u>IX</u>

Typus V (Formel KkUu) gepaart mit Typus VIII (Formel kkUu) gibt
unter 16 Kindern 2 Myopen

	Ku	Ku	ku	ku
kU	V	V	VIII	VIII
kU	V	V	VIII	VIII
ku	VI	VI	<u>IX</u>	<u>IX</u>
ku	VI	VI	<u>IX</u>	<u>IX</u>

Typus VI (Formel KkUu) gepaart mit Typus VI (mit derselben Formel)
gibt unter 16 Kindern 4 Myopen

	Ku	Ku	ku	ku
kU	V	V	VIII	VIII
kU	V	V	VIII	VIII
ku	VI	VI	<u>IX</u>	<u>IX</u>
ku	VI	VI	<u>IX</u>	<u>IX</u>
Typus VI (von der Formel Kkuu) gepaart mit Typus VIII (von der Formel kkUu) gibt unter 16 Kindern 4 Myopen				

	kU	ku	kU	ku
kU	VII	VIII	VII	VIII
ku	VIII	<u>IX</u>	VIII	<u>IX</u>
kU	VII	<u>VIII</u>	VII	<u>VIII</u>
ku	VIII	<u>IX</u>	VIII	<u>IX</u>
Typus VIII (von der Formel kkUu) gepaart mit Typus VIII (also derselben Formel) gibt unter 16 Kindern 4 Myopen				

Wären in der Berliner Bevölkerung diese drei Typen: V, VI und VIII gleich zahlreich vertreten, so würden mithin unter 96 Kindern zu erwarten sein ($1 + 2 + 2 + 4 + 4 + 4$) also 17 Myopen = 17,7%!

Ob tatsächlich diese drei Typen gleich häufig vorkommen, das wissen wir nicht. Wir können aber in sehr bequemer Weise Grenzwerte bestimmen: angenommen der Typus V fehle und es gäbe nur „VI“ und „VIII“, dann würden die ersten drei der obigen Felderschemata wegfallen,

und die Häufigkeit der myopischen Kinder wäre stets $\frac{4}{16}$ also 25%. Umgekehrt erhalten wir den anderen Grenzwert, wenn in der Bevölkerung nur „V“ vorhanden wäre, mit einem Sechzehntel der Kinder also 6,25%. Wenn schließlich nur „VI“ oder nur „VIII“ fehlt, erhalten wir in beiden Fällen unter 48 Kindern 7, also 14,3%.

Nun zu dem Falle der „Rückkreuzung“, d. h. die Ehen, wo eines der Eltern myopisch, das andere frei ist: die Formel des myopischen Elters ist natürlich: k k u u, also Typus IX. Der andere Gatte kann, auch hier, wenn auch nur eines der Kinder myopisch werden soll, nur Typus V, Typus VI oder Typus VIII sein. Es gibt also nur drei Felderschemata:

	KU	Ku	kU	ku
ku	V	VI	VIII	<u>IX</u>
ku	V	VI	VIII	<u>IX</u>
ku	V	VI	VIII	<u>IX</u>
ku	V	VI	VIII	<u>IX</u>

Typus V (Formel KkUu) ergibt gepaart mit einem Myopen, also
Typus IX („kkuu“), unter 16 Kindern 4 Myopen

	Ku	Ku	ku	ku
ku	VI	VI	<u>IX</u>	<u>IX</u>
ku	VI	VI	<u>IX</u>	<u>IX</u>
ku	VI	VI	<u>IX</u>	<u>IX</u>
ku	VI	VI	<u>IX</u>	<u>IX</u>

Typus VI (von der Formel Kkuu) ergibt, gepaart mit einem Myopen, also
Typus IX („kkuu“), unter 16 Kindern 8 Myopen

	kU	ku	kU	ku
ku	VIII	<u>IX</u>	VIII	<u>IX</u>
ku	VIII	<u>IX</u>	VIII	<u>IX</u>
ku	VIII	<u>IX</u>	VIII	<u>IX</u>
ku	VIII	<u>IX</u>	VIII	<u>IX</u>

Typus VIII (von der Formel kkUu) ergibt gepaart mit einem Myopen,
also Typus IX („kkuu“), unter 16 Kindern 8 Myopen

Auch hier können wir wieder sagen, kämen alle drei Typen gleich häufig vor, so würden unter 48 Kindern Myopen sein: (4 + 8 + 8) also 20, mithin 41,56%. Auch hier können wir wieder Grenzwerte bestimmen: gibt es in einer Bevölkerung nur den Typus „V“, während „VI“ und „VIII“ fehlen, so ist die Häufigkeit $\frac{4}{16}$ also 25%. Der entgegengesetzte Grenzfall ist der, daß Typus V fehlt, dann ist zu erwarten 50%!

Heiraten zwei Myopen, also Typus IX mit Typus IX, so sind natürlich alle Kinder vom selben Typus, also auch myopische.

Zum Schlusse stelle ich übersichtlich zusammen:

	Zu erwarten bei dimerer Rezessivität			Tatsächlich beobachtet
A) Eltern frei:	<u>6,25</u> —	<u>17,7</u> —	<u>25,0</u> %	min. 10,4 max. 19,4%
	min.		max.	
B) Ein Elter frei, das andere myopisch:	<u>25,0</u> —	<u>41,66</u> —	<u>50,0</u> %	min. 22,3 max. 36,56%
	min.		max.	
C) Beide Eltern myopisch:		<u>100</u> %		min. 70% max. 73,33%

Zunächst einige Worte über die Gruppe C, d. h. die 6 Familien mit hoher Myopie beider Eltern. Hier ist zu erwarten 100 %; alle Kinder müßten betroffen sein. Wenn wir statt dessen nur 70 % resp. 73,33 % finden, so beruht diese scheinbar starke Abweichung auf nur drei Personen, die eben nicht myopisch waren. Zwei davon sind Geschwister, beide schwach kurzsichtig (—3,0 resp. —4,0) Dioptrien. Übrigens beide über 20 Jahre alt, also kaum noch zu Hochmyopen sich entwickelnd. Die beiden anderen Geschwister dieser Familie waren mit (—11,0 resp. —14,0) Dioptrien als Hochmyopen befunden worden. Die Eltern W...r sind tot, aber nach Aussage der intelligenten Kinder, deren ältestes ist „Dr. phil.“ mit Bestimmtheit beide hochkurzsichtig gewesen.

Die andere Familie, in der ein Fall gegen die Erwartung zu buchen war, H....g, besaß fünf Kinder, von denen ich vier als hochmyopisch feststellte, während das zweite Kind, ein Schmied, in Thüringen lebend, nach Aussage der Geschwister früher und jetzt gut in die Ferne sehen soll. Ich selbst habe ihn nicht untersuchen können, ebensowenig die Eltern dieser fünf Kinder. Da außerdem dieser Schmied seinen Geschwistern sehr unähnlich sehen soll, so besteht die Möglichkeit, daß er einen anderen (natürlichen) Vater gehabt hat, als diese.

Jedenfalls ist in allen anderen 4 Familien ein nichtmyopisches Kind nicht zu verzeichnen. Die Zahl ist für diese Gruppe natürlich noch viel zu klein. Erwünscht ist grade hier, daß der Arzt selber beide Eltern untersucht und nicht auf Eruiierung angewiesen ist. Je länger man der-

artige Familienkarten sammelt, desto häufiger wird der Fall eintreten, daß man einen Patienten zu sehen bekommt, dessen Eltern heute zwar verstorben sind, aber einstmals vor Jahrzehnten vom selben Untersucher notiert wurden! Leider (oder vielmehr vom rassenhygienischen Standpunkte: glücklicherweise!) sind die Fälle, wo zwei Hochmyopen sich heiraten, recht selten.

Aus den obigen Zahlen, wo Erwartung und Berechnung nebeneinander gestellt sind, ist es vielleicht sogar möglich, Schlüsse zu ziehen auf die Erbformel derjenigen Eltern, die selber Nichtmyopen, [also phänotypisch frei] myopische Kinder hervorbringen: nehmen wir den Mittelwert aus Reduktions- und Geschwistermethode, so liegt dieser mit 15 % für Gruppe A und 29,5 % für die Gruppe B der Untergrenze bei dimerer Rezessivität so nahe, daß wir sagen können, dies sei nur möglich, wenn der Typus V überwiegt. Gilt also überhaupt unsere Annahme von der dihybriden Rezessivität, so ist damit auch bewiesen, daß in Berlin V viel häufiger ist als VI oder VIII.

Eine andere Frage ist die, ob nicht die Normaltypen „I“ bis „VIII“ sich auch phänotypisch durch ihre Refraktion unterscheiden. Es wäre denkbar, daß z. B. der Typus I mit der Formel KKUU, II mit KKUu und IV mit KkUU Hyperopen sind, weil sie drei dominante Faktoren enthalten, III mit KkUu, V mit KkUu und VII mit kkUU als gleichviel dominante und rezessive Faktoren Emmetropen und schließlich VI und VIII mit je einem dominanten Gen schon Myopen sind, wenn auch nur geringen Grades.

Die Frage läßt sich dadurch entscheiden, daß man prüft, welche Refraktion bei den Eltern myopischer Kinder vorkommt. Da, wenn auch selten, Hyperopen vorkommen, ist die obige Annahme damit erledigt. So kenne ich einen Vater mit einer Hyperopie von drei Dioptrien, der einen hochmyopischen Sohn hat. Da, wie wir gesehen haben, nur die drei Typen V oder VI oder VIII als Eltern myopischer Kinder in Betracht kommen, muß also einer dieser drei Erbformeln der Phänotypus der Hyperopie zugehören, was doch der obigen Annahme widerstreitet.

IV.

Bedeutung der Geburtenreihenfolge.

Für die verschiedensten Begabungen und Krankheiten, also positiven und negativen Varianten, ist von deutschen und besonders von englischen Forschern eine Sonderstellung der Erstgeburt be-

hauptet worden. Ich selbst habe vor etwa zwanzig Jahren diese Meinung in einer statistischen Arbeit geteilt. Nicht etwa auf Grund der primitiven Beobachtung, daß so viele Myopen erste Kinder sind. Das ist selbstverständlich, da in jeder Bevölkerung mehr erste Kinder vorhanden sein müssen als folgende. Sondern weil ich damals unter den mir bekannten ersten Kindern einen viel höheren Prozentsatz an Hochmyopen fand als unter den zweiten, dritten Kindern usw. Die Zahlen waren ungefähr 50 % : 36 % : 33 % : 35 % : 29 % usw.

Auch diese scheinbar exakten Zahlen beruhen auf einem mathematischen Fehler und beweisen nichts. Nehmen wir zunächst an, die zu studierende Eigenschaft sei so selten, daß in jeder betroffenen Familie sie nur einmal vorkäme (was zunächst einfachere Rechnung gibt!) und ferner, daß diese Eigenschaft ohne Einfluß auf die Fruchtbarkeit sei, so daß die von ihr betroffenen Familien denselben Aufbau und die gleiche durchschnittliche Kinderzahl darbieten wie die allgemeine Bevölkerung, so existieren in Berlin von 1000 betroffenen Familien: 372 Einkinderfamilien, 256 Zweikinderfamilien, 140 Dreikinderfamilien usw., denn diese Zahlen ergaben sich aus der Statistik für die allgemeine Bevölkerung.

Wenn eine Bevorzugung oder Benachteiligung der Erstgeburt nicht besteht, vielmehr die betreffende Variante sich auf die verschiedenen Geburtennummern gleichmäßig verteilt, so liefern an Betroffenen die:

	Erste Kinder	Zweite Kinder	Dritte Kinder	Vierte Kinder	Fünfte Kinder	Sechste Kinder
372 Einkinderfamilien . .	372,0	—	—	—	—	—
256 Zweikinderfamilien . .	128,0	128,0	—	—	—	—
140 Dreikinderfamilien . .	46,6	46,6	46,6	—	—	—
79 Vierkinderfamilien . .	19,7	19,7	19,7	19,7	—	—
60 Fünfkinderfamilien . .	12,0	12,0	12,0	12,0	12,0	—
.
.
.
.
zusammen also	590,0	218,0	90,0	43,33	23,6	usw.

Also würde man (auch bei tatsächlicher ganz gleicher Beteiligung aller Geburtennummern) erhalten auf

1000 vorhandene	erste Kinder	590	Betroffene = 59 %
628 vorhandene	zweite Kinder	218	Betroffene = 35 %
372 vorhandene	dritte Kinder	90	Betroffene = 25 %
232 vorhandene	vierte Kinder	43,3	Betroffene = 19 %

also eine wunderschöne Kurve, die scheinbar die Bevorzugung der ersten vor den zweiten, dieser vor den dritten, dieser vor den vierten Kindern u. s. f. beweisen würde, die aber nur dadurch entsteht, daß hier ausgelesenes und nicht repräsentatives Material vorliegt. Wenn unsere vereinfachende Voraussetzung „nur ein betroffenes Kind pro Familie“ nicht zutrifft, sondern z. B. zwei pro Familie entfallen, so sind eben alle Werte, ausgenommen die Einkinderfamilien, mit zwei zu multiplizieren was an der Kurve ab zweites Kind nichts ändern würde; nur würde eben dann das zweite Kind als das scheinbar bevorzugte den Gipfel der Kurve halten.

Mithin sind alle Angaben, die durch den bloßen Vergleich der betroffenen zu den vorhandenen Erstgeborenen, Zweitgeborenen usw. gewonnen wurden, trügerisch und nicht benutzbar, obgleich solche aus dem berühmten Galton Laboratory stammen und von Pearson, dem Führer der englischen Biometriker, gebilligt sind. Es bleibt nur übrig, entweder die für irgend eine Eigenschaft, z. B. die Hochmyopie, errechneten Prozentsätze zu vergleichen mit den soeben mitgeteilten Häufigkeitszahlen, oder aber, und das wird im allgemeinen bequemer sein, sich darauf beschränken, in kinderreichen Familien z. B. bei den Sechskinderfamilien die Erstgeborenen mit den Zweitgeborenen, Drittgeborenen, Viertgeborenen usw. auf ihre Häufigkeit an Myopen zu vergleichen.

In unserem Falle fand ich für Hochmyopie unter den ersten Kindern 50 %, den zweiten 35,7 %, den dritten 37 %, den vierten 31 %. Die bei völlig gleicher „unparteiischer“ Beteiligung aller Kinder resultierenden entsprechenden Zahlen sind: 59 % : 35 % : 25 %; also eine so weitgehende Übereinstimmung, daß nach meiner Meinung von einer Sonderstellung irgend einer Geburtennummer keine Rede sein kann.

VI.

Das Zeugungsalter der Eltern

Schließlich habe ich noch den etwaigen Einfluß des Zeugungsalters der Eltern auf die Entstehung der Hochmyopie bei den Kindern geprüft, da man verschiedentlich auch diesen Einfluß behauptet hat. Zu diesem Zwecke habe ich auf einer Tafel das Zeugungsalter der Mütter von fünf

zu fünf Jahren auf der Abszisse, das der Väter auf der Ordinate aufgetragen und die Myopenkinder in die so gebildeten Fächer. Man bekommt dann genau dasselbe Bild, wie bei der allgemeinen Berliner Bevölkerung für alle Kinder. Die stärkstbesetzte Altersklasse der Mütter ist die von 26—30 Jahren, die der Väter von 31—35 Jahren. Für beide Eltern gleichmäßiger, vielleicht binomialer Abfall nach beiden Seiten.

VII.

Meine Sammlung an Familienkarten begreift noch eine ganze Menge anderer erblicher Eigenschaften des menschlichen Auges. Besonders wichtig erscheint mir neben der Irisfarbe die Krümmung der Hornhaut. Ich behalte mir vor, über alles dies zu berichten, wenn die Zahl der Stammbäume so groß geworden sein wird, wie ich es für nötig erachte. Sollte ich diesen Zeitpunkt nicht erleben, so werde ich das Material einem geeigneten Institut hinterlassen.

Is there Inheritance of Twinning Tendency from the Father's Side?

C. B. Davenport

Carnegie-Institution of Washington, Department of Genetics
Cold Spring Harbor, N.Y.

(With 1 text-figure)

In their extensive and thoughtful study of hereditary predispositions to dizygotic twin births Professor Bonnevie and Miss Sverdrup regard the twin mother as being alone responsible for the production of dizygotic twins. They find the evidence that I presented in 1920 as quite inadequate to support the hypothesis that the male plays a part in twin production, as opposed to single births. It appears, also, that Weinberg, from extensive material, doubts the validity of my conclusion. The matter seemed to justify reconsideration on the basis of additional statistical material and I take this occasion to report the results of this latter investigation.

In the fuller study I have employed the pedigrees of 200 families in which there are one or more pairs of twins. To secure larger numbers I have thus departed from the principle of my earlier papers in 1920 in not confining myself to fraternities containing more than one pair of twins. The number of fraternities involved in this study is 707 and the number of multiple births is 865. Let us consider now the hereditary constitution of the twin mothers and after that the hereditary constitution of the father of twins in respect to the tendency toward twin production. Professor Bonnevie has properly insisted upon the twin-mother as playing a preeminent rôle in the production of dizygotic twins. In our families the total number of labors occurring in the fraternities to which the mother belongs (which include also the mother themselves) is 2021 and the per cent of these that are twin labors is 7.08. If we exclude from consideration those fraternities which include only one labor (that which produced the mother herself), the percentage of twin labors rises to 7.81.

1646 and the percentage of these that are twin labors 5.16, or, excluding the fraternities of only one labor, 6.52. This figure, then, is in contrast with the 7.81 of the fraternities to which the mother belongs. The number of children born from the father's fraternity, excluding the fraternities to which the propositus belongs, is 1384 and the per cent of twin labors in such children is 12.43 which is only .8 lower than the percentage of twins among the nephews and nieces of the twin mother. The per cent of cases where the father is one of a twin pair is 2.9, much less than that of the mother; but still high, as compared with the .9 that is found in the population in general.

If the twin-mother alone is responsible for the differential twin production then we should expect that of twins who have grandchildren the daughters would have a larger proportion of twins than the sons. Actually we find in our records 30 daughters of twins who have children. These 30 daughters have a total of 119 children and of these 22.7% are twin births. The number of sons of such twins who have children is 19. Among them they have 69 children and the proportion of those children who are twins is 21.7, or only one point less than found in the offspring of the daughters of twins.

Let us consider now the incidence of twins on the ascending side and, first of all, on that of the mother. In my material the total number of labors in the fraternity of the mother's mother and in children of sibs of the mother's mother is 1486. The percentage of these 1486 labors that are twin labors is 12.25. The total number of labors in the fraternity of the mother's father and of children of the mother's father's sibs is 1133. The percentage of this number that are twin labors is 7.24. This number is 7 or 8 times the proportion of twins occurring in the population as a whole but it is less than three fourths the rate found in the fraternity of the mother's mother.

On the father's side we get equally significant results. Thus the total number of labors in the fraternity of the father's mother and of children of the father's mother's sibs is 610. The proportion of these that are twin labors is 6.4%. The total number of labors in the fraternity of the father's father and children of the father's father's sibs is 742 and the percentage of this number that are twin labors is 9.3. Thus we see that while the percentage of twins in the mother's mother's side is of the order of 12 that of the mother's father and the father's father and mother is of the order of 7.6 and 9. These numbers fall short of equalling

those of the mother's mother but run from 7 to 10 times the proportion in which twins occur in the whole population. They must be regarded as significant.

The difficulty in accepting the view that the father of twins has an hereditary tendency toward twin production seems to lie in visualizing the appropriate mechanism for such influence. As I pointed out in my 1920 paper the key to this situation lies in the fact that whether twins shall be born depends not merely on the fact of double ovulation but also upon the ability of the twin producing mother to carry through to birth the twins whose development has started in the uterus. So long as we regarded the children born as a fair sample of the zygotes whose development began the possible rôle of the male remained enigmatical. We now know from studies that have been made, especially upon mice, largely by Dr. E. C. MacDowell and by Dr. Ezra Allen, working at our laboratory, that about half of the zygotes that begin development fail of reaching full term. In humans it is probable that the percentage of interuterine deaths is fully as large and not improbably two or three times greater than in mice. The children that are born constitute, then, a fraction of the zygotes that begin development. What permits some children to survive while others die? Is it merely the vitality of the egg before fertilization or the favorable environment afforded by the uterus? There is, indeed, much reason for believing that in addition to these conditions the vitality of, and absence of lethal factors from, the sperm play an important part in determining vitality of the zygote. Thus, where the male germ plasm is devoid of lethal factors and tends to produce vigorous zygotes the proportion of young started that come to full term is increased and the proportion of twins is increased. The number of double ovulations is, indeed, probably five times as numerous as the number of twin births. The failure of so many of these twin births is to be ascribed to the fact that the chance of both eggs receiving sperm without lethal factors is not so large as we formerly supposed it to be. The deficiency in twin production over double ovulation is, then, to be largely ascribed to the defects of the sperm and here is where the hereditary quality of the father counts. For if he belongs to a strain without lethal factors that strain will be characterized by twin producing mothers (as well as twin producing fathers) and thus we account for the results that our statistics show that in the case of twin production in the father's side of the house, the rate of twins is from 5 to 10 times that of the population at large.

It may be added that in a recent paper (Ztschr. f. Konstitutionslehre) Curtius reaches the conclusion, based on 30 extensive pedigrees, that the father plays just as important a rôle in twin production as the mother. And R. A. Fisher of Rothamsted permits me to say that his extensive statistics lead to the same conclusion. Weinberg also holds the *a priori* view that 1-egg twins cannot have an hereditary basis. This view I opposed in 1920. It has no *a priori* support in view of the racial or specific character of single-egg quadruplets produced by some Armadillos, as shown by Newman and Patterson. Weinberg's view is also not supported by the work of Curtius. Thus it fails of justification either as *a priori* or statistical grounds.

Statistics as to twin births in relatives of twins

1. Number of families	200
2. Number of fraternities	707
3. Number of twin labors (including triplets and quadruplets)	865
4. Total number of labors in the fraternity of the father (including father and not including consorts)	1646
5. Number of twin labors in the fraternity of the father	85
6. Per cent of twin labors in the fraternity of the father	5.16%
7. Other children of father's fraternity (including half sibs and first cousins of propositus). Total number of labors	1384
8. Twin labors among other children of father's fraternity	172
9. Per cent of twin labors among other children of father's fraternity	12.43%
10. Total number of labors of the fraternity of the father's father and of the children of the siblings of the father's father	742
11. Twin labors in No. 10	59
12. Per cent of twin labors in No. 10	7.95%
13. Total number of labors of the fraternity of the father's mother and of the children of the siblings of the father's mother	610
14. Twin labors in No. 13	39
15. Per cent of twin labors in No. 13	6.39%
16. Total number of labors in the fraternities of the father's father's father and mother and sibs (not including consorts to sibs)	175
17. Number of twin labors in No. 16	15
18. Per cent of twin labors in No. 16	8.57%
19. Total number of labors in the fraternities of the father's mother's father and mother and sibs	188
20. Number of twin labors in No. 19	15
21. Per cent of twin labors in No. 19	7.98%
22. Total number of labors in the fraternity of the mother	2021
23. Number of twin labors in No. 22	143
24. Per cent of twin labors in No. 22	7.08%

25. Other children of mother's fraternity (including half sibs and first cousins of propositus). Total number of labors	1791
26. Number of twin labors in No. 25	237
27. Per cent of twin labors in No. 25	13.23%
28. Total numbers of labors in the fraternity of the mother's father and of the children of the siblings of the mother's father	1133
29. Number of twin labors in No. 28	82
30. Per cent of twin labors in No. 28	7.24%
31. Total number of labors of the fraternity of the mother's mother and of the children of the siblings of the mother's mother	1486
32. Number of twin labors in No. 31	182
33. Per cent of twin labors in No. 31	12.25%
34. Total number of labors in the fraternities of the mother's father's father and mother and sibs (not including consorts to sibs)	244
35. Number of twin labors in No. 34	14
36. Per cent of twin labors in No. 34	5.74%
37. Total number of labors in the fraternities of the mother's mother's father and mother and sibs	264
38. Number of twin labors in No. 37	14
39. Per cent of twin labors in No. 37	5.30%
40. Father's fraternity (excluding fraternities of only one labor). Total labors	1226
41. Per cent twin labors in No. 40	6.52%
42. Mother's fraternity (excluding fraternities of only one individual). Total no. of labors	1704
43. Per cent of twin labors in No. 42	7.81%

Discussion

Mrs. **Bisbee (Bamber)**-Liverpool: 1. It seems doubtful whether the number of *corpora lutea* is a safe guide to the number of ovulations. In cats there does not seem to me to be a very sure correspondence between number of *corporea lutea* and number of ovulations.

2. It would be interesting to know whether any attempt has been made to separate monozygotic twinning from dizygotic twinning. In monozygotic twinning it is so much easier to imagine the influence of the male.

3. Is there any evidence that males who produce twins, produce large families? If Dr. Davenport's explanation is correct this should be so.

Herr **Weinberg**-Stuttgart hält Davenports Idee eines Zusammenhangs zwischen Zwillingen aus 2 Eiern und Lebensfähigkeit des Eis und Spermas für sehr wertvoll, obgleich er im ganzen mit größerem Material keine direkte Bestätigung fand. Aber er bezweifelt den repräsentativen

Charakter von Davenports Statistik. Dessen fieldworker sind nicht der Totalität der Zwillingsfälle eines umschriebenen Bezirkes nachgegangen. Sie dürften vielmehr mit Vorliebe positiv belastete Genealogien erhalten haben, und daher kommt wohl der Unterschied der Ergebnisse von Weinberg und Bonnevie einerseits und von Davenport andererseits (s. Zeitschr. f. Konstitutionsl. 1928).

Miss **Bonnevie**-Oslo: Cases in which both father and mother belong to twin-families often occur in the Norwegian peasants families investigated by Miss Sverdrup and myself; but such cases do not prove anything with regard to the possibility of a hereditary transmission through the father. Dr. Davenport has made no distinction between mono- and dizygotal twin-births within the families presented by him. It would also be of great importance to know the absolute figures upon which his astonishingly high percentages of twinbirths have been based.

Herr **Gumbel**-Heidelberg: Um die Unterschiede in der relativen Häufigkeit der Zwillinge beurteilen zu können, müssen die absoluten Zahlen angegeben werden, da große relative Zahlen bei kleinen absoluten bedeutungslos. Die Schlußfolgerungen sind nur zulässig, falls die absoluten Zahlen von gleicher Größenordnung.

Herr **Curtius**-Bonn: Die von Prof. Davenport auf statistischem Wege gefundene Bedeutung des Vaters als Anlageträgers bei der Zwillingszeugung wurde durch eigene Untersuchungen auf genealogischem Wege bestätigt.

Eng damit zusammen hängt die Frage nach der Vererbung der ein-eiig erbgleichen Zwillingsanlage: Sie wurde bejaht, da unter 35 Stammbäumen 15 \times erbliche Bedingtheit der Anlage nachweisbar war. Schließlich wird auf die engen genetischen Beziehungen zwischen erbgleichen und erbverschiedenen („zweieiigen“) Zwillingen verwiesen. Demonstration eines Bildes von 3 Vierlingen, die aus 2 erbgleichen und 2 mit diesen und unter sich völlig verschiedenen Individuen bestehen (genaue Daten und zahlreiche andere Belege für die Beziehungen zwischen erbgleichen und erbverschiedenen Zwillingen in meiner Arbeit: Zeitschr. f. Konstitutionslehre, 1927, Bd. XIII, H. 3).

Mr. **Hammond**-Cambridge: I would like to suggest that the male has an influence on twin production by the number of sperm introduced rather than by the atrophy of embryos although the latter does certainly occur. Experiments on rabbits have shown that the size of the litter may be controlled by the number of sperm available for fertilization either by

reducing the number introduced and (or) by death owing to the length of time they are introduced before ovulation occurs, or to other circumstances such as difference in the vitality of the sperm from different males. Does which normally produce litters of eight or nine can by these methods be made to produce litters of one or two.

Mr. **Davenport**-Cold Spring Harbor: Referring to Dr. Weinberg's question, number of ovulations is determined by counting *corpora lutea*, as to other questions: The absolute numbers have not been presented to save time: they will soon be published.

Monozygotic twins have not been rigidly excluded, because of difficulty of distinguishing between monozygotic and dizygotic twins. Twins notoriously occur in larger proportion in large families than small. Observations made by Dr. McDowell on large numbers of mice have revealed only very rare cases of an excess of number of embryos over number of *corpora lutea*. Referring to Dr. Bonnevie's criticism, it is probable, that in the fraternities more remote from the propositus, the large percentages are due to the fact that not all single births are recorded. Naturally, any such defects apply equally on both male and female sides.

Ergebnisse neunjähriger Inzestzuchtversuche bei Roggen

Joachim Duckart

Marggrabowa (Ostpreußen)

Der Versuch, dessen bisherige Ergebnisse im Folgenden geschildert werden sollen, begann im Frühjahr 1919 mit 2000 Einzelpflanzen, die zur Zeit der Blüte in doppelschichtiges Pergamin eingeschlossen und so zur Bestäubung innerhalb der Pflanze gezwungen wurden. Diese strenge Isolierung wurde während des ganzen Versuches beibehalten.

Als Versuchsziel galt die Klärung folgender Fragen:

1. Treten bei allen Nachkommenschaften der zur Selbstbestäubung gezwungenen Roggenstämme Inzuchterscheinungen auf? Worin äußern sich die Wirkungen der Inzucht? In welchem Jahre treten sie vorwiegend auf?
2. Gibt es autogame Roggenstämme oder kann man durch fortgesetzten Zwang zur Selbstbestäubung eine Umstellung der Blüh-Verhältnisse allmählich herbeiführen?
3. Treten bei selbstfertilen Stämmen im Laufe der Jahre Mutationen auf? Kann auf die Weise ein Weg zur Gewinnung neuer Formen und damit Roggensorten gefunden werden?
4. Gibt es ein Inzuchtminimum bei Roggen, nach dessen Erreichen die Nachkommenschaften unverändert bleiben?
5. Die Wirkungen der Heterosis bei freiem Abblühenlassen inzuchtgeschwächter Stämme.

Von den 2000 Ausgangspflanzen setzten nach erstmaliger Einschließung Frucht an:

Fruchtansatz bis				
<i>a</i>	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>d</i>	<i>e</i>
steril	bis 20 %	bis 50 %	bis 80 %	100 %
457 Pflanzen	930 Pflanzen	470 Pflanzen	102 Pflanzen	41 Pflanzen
= 22,8 %	= 46,5 %	= 23,5 %	= 5,1 %	= 2,1 %

Interessant — wenn auch vielleicht belanglos — ist der Umstand, daß eine bei derselben Sorte (Landsorte des sächsischen Erzgebirges) fünf Jahre später vorgenommene erstmalige Einschließung von 1200 Pflanzen ein überraschend gleiches Fruchtansatzverhältnis zeigt:

Fruchtansatz bis				
<i>a</i>	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>d</i>	<i>e</i>
steril	bis 20 %	bis 50 %	bis 80 %	100 %
276 Pflanzen	576 Pflanzen	250 Pflanzen	71 Pflanzen	27 Pflanzen
= 23 %	= 48 %	= 21 %	= 6 %	= 2 %

Ob aus diesem Ergebnis der Schluß gezogen werden kann, daß das Verhältnis zwischen selbstfertilen und selbststerilen Typen innerhalb dieser Sorte in den fünf Jahren gleichgeblieben ist, steht dahin und soll keineswegs behauptet werden. Interessant wäre meines Erachtens die während verschiedener Jahre sich ständig wiederholende Feststellung des Prozentsatzes von selbstfertilen Stämmen bei allen gut durchgezüchteten Roggensorten. Das Ergebnis könnte doch überraschend ausfallen, zumal ich im Jahre 1927 bei erneutem erstmaligen Einschluß von 1400 Pflanzen wiederum den gleichen Fruchtbarkeits-Prozentsatz fand.

In der ersten, dem Einschluß folgenden Vegetationsperiode treten zum erstenmale Inzuchterscheinungen auf, und zwar soll gleich die Beantwortung einer im Anfang der Arbeit gestellten Frage vorweggenommen werden, nämlich, daß in dieser ersten Wachstumsperiode die Degenerationserscheinungen am häufigsten und auffälligsten auftreten.

Klassifizierung: Verlust der Keimfähigkeit und Schwächung der Keimkraft auch bei äußerlich völlig normalen Körnern (diese Inzuchtwirkungen treten am häufigsten bei den Nachkommen der in obenstehenden Tabellen unter *b* und *c* aufgeführten Pflanzen auf, nie bei denen, die vollen Fruchtansatz haben (*e*)). Auffallend schwacher Wuchs im Herbst bis zum plötzlichen, unerklärlichen Absterben. Mangelhafte bis völlig fehlende Bestockung. Zurückgehen der Winterfestigkeit nicht nur bei ausgesprochen schwachen Stämmen. Schleppendes Schossen bis Fehlen jeglichen Schossens. Verkürzung und Schwächung des Strohes, kleine bis winzige Ähren, Abnahme der Anzahl entwickelter Ähren, Entlangkriechen der Pflanze am Boden, schlechter Fruchtansatz, kleines und mißgestaltetes Korn, Mißbildungen aller Art (z. B. „Blitzform“: Bei jedem Internodium nimmt der Halm eine andere Wachsrichtung ein, so daß der Halm an den Zackenblitz erinnert).

Von den 2000 Ausgangspflanzen zeigen nur 29 Stämme keine Inzuchterscheinungen. Sie verändern sich gegenüber der Ausgangspflanze nicht. Für die weiteren Versuchsjahre seien die Stämme folgendermaßen klassifiziert:

A. Stämme mit sich gleichmäßig entwickelnden
Nachkommenschaften:

1. Ganz allmählich von Jahr zu Jahr abnehmende Wüchsigkeit, die durch Schwächung aller kontrollierbaren Eigenschaften zum Ausdruck kommt. Ein Inzuchtminimum tritt insofern hier nicht auf, als die Schwächung bis zur Lebensunfähigkeit des betreffenden Stammes unaufhaltsam fortschreitet.

2. Sehr eingreifende Degenerationserscheinungen im ersten und zweiten „Inzuchtjahre“, während späterhin die Schwächungen wesentlich nachlassen. Obwohl manche degenerierten Stämme sich im Verlaufe von 5 Jahren nicht verändern, gehen sie doch schließlich unter weiter-schreitenden Schwächungserscheinungen zu Grunde. Von einem Inzucht-minimum kann auch hier nicht gesprochen werden. (Hier folgen im Vortrag 4 Lichtbilder, die Roggenstämme vorführen, auf die das unter A 1. und 2. Gesagte zutrifft.)

3. Beeinflussung nur einzelner Teile und Eigenschaften durch Inzucht, während andere gar nicht betroffen werden. Hierbei treten folgende Korrelationen klar in die Erscheinung:

- a) Eine Verkürzung und Versteifung des Strohes hat stets eine Verkürzung, Verbreiterung und Vergrößerung der Dichte der Ähre im Gefolge.
- b) Je schwächer das Stroh wird, desto geringer der Fruchtansatz. Die infolge Schwäche des Strohes am Boden entlangkriechenden Pflanzen setzen niemals Frucht an; sie bilden auch keine Frucht aus, wenn sie künstlich bestäubt werden.
- c) Je feiner das Stroh wird, desto länger wird die Ähre.

(Hier folgen im Vortrag 6 Lichtbilder, die diese Korrelationen an Stämmen deutlich zeigen.)

Meines Erachtens besteht hier für die Faktorenanalytiker eine neue Möglichkeit, auf diesem Wege eine Klärung der Erbfaktoren und der Korrelationsverhältnisse beim Roggen in die Wege zu leiten. Ich selbst gedenke späterhin die diesbezügliche Ausbeute des Versuches zu veröffentlichen. Man muß bloß mit noch größerem Material arbeiten, und

dann das Verhalten aller kontrollierbaren Eigenschaften individuell und vergleichend zahlenmäßig zu erfassen versuchen.

4. Es sind keinerlei Inzuchterscheinungen, weder Schwächungen noch Veränderungen festzustellen. Wüchsigkeit, Ährenzahl, Ährengröße und Ährenform, Bestockungsvermögen bleiben stark wie bei der Ausgangspflanze. Bei diesen Stämmen liegt die Annahme einer obligatorischen Autogamie besonders nahe und wird einer strengen Prüfung unterzogen. Eine Autogamie kann jedoch in keinem Falle bewiesen werden. Bei freiem Abblühenlassen mit fremden Sorten tritt sofortige Bastardierung ein. Da aber hier bereits ein Fall vorliegt, in dem Schäden durch Inzestzucht nicht auftraten, ist es durchaus möglich, durch einen Zufall einen autogamen Stamm zu finden. (Hier folgen im Vortrag 2 Lichtbilder, die solche scheinbar autogamen Stämme, die neunjährige Inzestzucht ohne Änderung überstehen, zeigen. Ebenfalls wird die sofort eintretende Bastardierung im Lichtbild gezeigt.)

B. Stämme mit — infolge Inzucht — stark, auch untereinander variierenden Nachkommenschaften:

1. Veränderungen, die als Aufspaltungen anzusehen sind und in mehr oder minder bestimmten Gruppen in den ersten Jahren des Versuches auftreten. Diese Veränderungen werden durch die starke Heterozygotie der Mutterpflanze hinreichend erläutert; sie können jedoch zahlenmäßig nicht erfaßt werden, da die Zusammensetzung des heterogenen Genotypus der Mutterpflanze nicht bestimmt werden kann. Auch hier werden — um nur noch einige anzuführen — Korrelationen gefunden: z. B. die Winterfestigkeit und schmale Ähre. Strohstärke und kurze gedrungene Ähre.

2. Spontane Änderungen, die bei inzuchtimmunen Stämmen ungefähr vom fünften Inzuchtjahr ab auftreten und — ganz vereinzelt vorkommend und konstant vererbend — als Genovarianten (Mutationen) anzusprechen sind. Tatsächlich treten solche Erscheinungen vereinzelt — im Phänotypus deutlich erkennbar — auf. Ganz unwillkürlich denkt man hier an die Entwicklung, die der Weizen vom schmal- und lockerährigen zum Square-head-Typ durchlaufen hat. Es muß durchaus als wahrscheinlich angesehen werden, daß die Dickkopfform als Mutante aus der lockerährigen entstanden ist und zwar entweder plötzlich oder allmählich. In diesem Versuche treten folgende 3 Mutanten auf.

I. Verdoppelung der Ährenlänge.

II. Ein Roggen-Square-head mit stark verkürztem und versteiftem Stroh.

III. Ein grammenloser Typ.

(Es folgen im Vortrag 4 Lichtbilder, die die Mutanten und ihre Entstehung vor Augen führen).

Ohne Frage treten die Mutanten sehr viel häufiger auf, sie sind bloß nicht immer extrem genug, um überhaupt erkannt zu werden. Hier ist meines Erachtens für den Roggenzüchter ein Weg zur Erhaltung neuer Formen gegeben, die durchaus auch im Ertrage konkurrenzfähig sind, wie es z. B. der Square-head-Roggen beweist.

3. Gänzlich unerklärlich ist jedoch der Umstand, daß auch in Stämmen, die durch Inzucht stark geschwächt sind, ganz plötzlich im 6. Jahre der Inzucht Einzelpflanzen auftreten, die an Stärke und Üppigkeit die Ausgangspflanze nicht nur erreichen, sondern übertreffen. Es ergibt sich das eigenartige Bild, daß auf dem Felde inmitten eines kümmerlichen Stammes eine Pflanze weit hervorragt. Diese Änderung ist (3 Jahre geprüft) erblich. Es treten zweierlei Arten dieser Änderungen auf:

I. Es bleibt die Ährenform der Ausgangspflanze.

II. Es tritt eine neue Ährenform auf.

(Hier folgen im Vortrag 3 Lichtbilder, die derartige Stämme vorführen).

Vorläufig fehlt mir für diese Vorgänge jede Erklärung, obwohl sie wiederholt aufgetreten sind. Vielleicht ergibt die Fortsetzung des Versuches eine Lösung.

4. Auftretende und im Laufe der Jahre wieder verschwindende Varianten. Hier sind hauptsächlich Farbenvarianten zu nennen.

Zum Schluß noch einige Ergebnisse über die Untersuchungen der Heterosisfragen bei Roggen. Inzuchtgeschwächte Stämme, bei denen die Degeneration noch nicht sehr weit vorgeschritten war, erhielten bei Kreuzung in der nächsten Generation normales Aussehen wieder. Es ist mir aber kein einziger Fall vorgekommen, wo durch die Heterosis eine Steigerung der Pflanzenqualitäten über die Ausgangspflanze hinaus stattfand. Es wird lediglich eine Ausschaltung der Inzuchtschäden erreicht. Von einem bestimmten Grad von Inzuchtdegeneration ab bleibt die Kreuzung ohne jede Wirkung. Dieser Grad konnte bisher im Versuch nicht einwandfrei festgelegt werden.

Zusammenfassung:

Beantwortung der eingangs der Arbeit als Versuchsziel gestellten Fragen:

1. Die einzelnen Roggenstämme verhalten sich auch innerhalb einer Sorte grundverschieden in bezug auf Selbstfertilität und Inzuchtschäden.
2. Autogame Roggenstämme werden nicht gefunden, doch wird die Möglichkeit ihres Vorhandenseins nicht bestritten. Eine künstliche Umbildung der Blühverhältnisse durch fortgesetzte Inzestzucht scheint sehr zweifelhaft.
3. Mutationen treten vom 5. Jahre ab auf.
4. Ein Inzuchtminimum ist nicht feststellbar.
5. Die Wirkungen der „Heterosis“ bleiben auf den Ausgleich der Inzuchtschäden beschränkt.

The Effect of Inbreeding and Crossbreeding on Fowls

L. C. Dunn

Storrs Agricultural Experiment Station, Conn.

During the last decade there has come to be more or less general agreement amongst geneticists that the effects of inbreeding are a consequence of the Mendelian method of inheritance. A review of the literature leading to this conclusion is unnecessary, for it is now well known and has entered the general body of genetic knowledge. One has only to recall that the mathematical theory developed by Pearl, Fish, Jennings, East, Jones and most recently by Wright, based on the Mendelian consequences of different systems of mating has received experimental support in the results of inbreeding experiments, especially those of Shull, East, Jones and others on the maize plant, of King with rats and of Wright with guinea-pigs. The discovery of a general theory which is a satisfactory and helpful guide in breeding experiments does not exhaust the interest of biologists in the problem of inbreeding; rather it stimulates it anew, for we now have a tested tool or technique which may be applied not only to biological problems of great importance but also to practical breeding, and this technique in its further developments may yet prove to be the most valuable contribution which genetics may make to practice, at least in animal breeding.

The Biological Problem

Wright has shown most clearly the use to which the inbreeding technique and the data obtained may be put, i. e. to the study of the nature and interrelationships of the elements which make up such important characteristics as fertility, fecundity, viability, growth, disease resistance etc., and to the interpretation in physiological terms of the nature and expression of the factors influencing vigor and vitality and of their relationship to environmental agents. We now realize that

such characters can best be studied (and perhaps can only be studied) in material in which the genetic variables have been standardized by a considerable period of inbreeding. As one fruit of this method may be cited Wright's proof of the high degree of genetic independence between the components influencing general vigor, growth and disease resistance. This not only indicates that these components may (or must) be studied separately, but it has the important practical consequence of substituting for the old breeder's concept of vigor as a unit a new and more hopeful concept of vigor as the resultant of many elements which under appropriate methods of breeding may be combined in a more durable synthesis.

The Practical Problems

The chief practical problems to which the inbreeding technique is to be applied are (1) the description of the relative roles of genetic and environmental factors in the determination of characters such as vigor, growth, and size which have as yet yielded such meagre results under ordinary genetic methods and (2) the framing of general systems of breeding for use in animal and plant breeding. The methods of inbreeding followed by crossing, which are already in successful use with certain plants (notably maize) and to some extent with poultry and swine illustrate some of the possible fruits of this new knowledge, although the foundations rest even here largely on empirical experience.

It is with some such general outlook as this that we should turn to a consideration of the special problems of inbreeding as applied to poultry. Domestic fowls apparently offer good material for testing the validity of the general conclusions on inbreeding which have been derived chiefly from mammals and plants. In addition the bird possesses some special advantages for the study of characters not easily dealt with in mammals. Fecundity for example is or may be almost continuous and is easily measurable in discrete units as the number of eggs laid while the important problems concerned with embryonic growth and death are more easily studied in forms in which the embryo develops independently of the parents. Growth is rapid, the optimum conditions of development for embryos and growing fowls are fairly well known and expense is not prohibitive.

Nevertheless there is relatively little information on the effect of inbreeding on fowls or on the interrelationships of the genetic variables concerned with growth and reproduction. Partial reports of four series

of observations on the close inbreeding of fowls have been published. Cole and Halpin (1916) at the Wisconsin Agricultural Experiment Station inbred Rhode Island Red fowls brother to sister for three generations, without selection for characters concerned with vigor. The percent of eggs hatched declined from 67 to 18, and the family became extinct. Other factors such as fecundity also declined but full data were not published. A second inbreeding experiment was then undertaken in which selection for vigor, hatchability and fecundity was practiced. At the last published report (1922) this selection was apparently proving to be successful and the stock was being maintained by inbreeding, although subsequently Dr. Cole has told me it too failed and the stock died out. At the Massachusetts Experiment Station Goodale (1919) and later Hays (1924) have made observations on inbreeding in a Rhode Island Red stock. Goodale showed that fecundity had no necessary relationship with the degree of inbreeding since from inbred or outbred matings, good or poor egg producers might appear depending on the individuality of the mothers. His data referred to only one generation of inbreeding. In his experience, however, the best results in general were obtained from out matings, the poorest from close matings, and he suggested that the best results might be expected from crossing two good inbred families, a recommendation which is supported by much recent experience with inbreeding in animals. Hays (1924) has reported on the effect of inbreeding during three subsequent years in the same stock which Goodale used. The inbreeding practiced was parent by offspring and brother by sister with occasional more distant matings within the same family. The results indicated that winter egg production tended to decrease under close inbreeding, chiefly due to the retardation of sexual maturity in inbred birds. Variability in egg production underwent a slight decline with inbreeding, body weight appeared not to be affected, while hatchability and fertility, for which no data were given, were said to have declined noticeably as inbreeding proceeded. Wriedt (1927) has recently described the breeding experiments at the Rogaland Experiment Station at Jaer which have resulted in the production of an excellent and fecund family of fowls all descended through six years of close inbreeding from one cock and one hen. The success of this inbreeding experiment indicates that the decline in fecundity which has accompanied other inbreeding experiments is not a necessary or unavoidable consequence of inbreeding, but that much depends on the genetic constitution of the individuals with which the

experiment began. At the same time it is not clear whether the Jaer experiments illustrate the average or usual results of inbreeding, since from the number of fowls involved, it is evident that a stringent selection was probably practiced, possibly resulting in the elimination of many potentially unfecund birds. In 1925, the 24 hens tested averaged 212 eggs per year, which is a remarkable demonstration that inbreeding and high fecundity are not incompatible, especially if these 24 pullets represent all the descendants of the single pair mated in 1918. If they do not represent all the progeny, then it may be said that the Jaer experiments represent the best results and not the average ones.

Finally we come to the inbreeding experiments which have been carried on at the Connecticut Experiment Station at Storrs since 1920 and of which preliminary results were published in 1923. At that time I reported that in three generations of brother by sister matings in four families of White Leghorns without direct selection most of the characters connected with vigor had declined as compared with the control stock which was descended from the same ancestors, but not inbred. Thus the percent of eggs hatched declined from 77 to 22, while the non-inbred birds continued to average between 50 and 60 percent. Mortality of chickens rose from 4 to 25 percent, age at first egg from 220 to 276 days, while the growth rate of the chickens and the fecundity of the pullets declined. It was in general a very sad picture, and since the decline in most of these characters did not occur in non-inbred birds of the same stock it was ascribed to the effect of inbreeding. It was pointed out, however, that there were differences in the degree to which the different families were affected by inbreeding and that consequently the results were to be ascribed to the segregation of different recessive deleterious factors and to increasing homozygosis.

The experiments which were then partially reported have been continued and extended. Four other families, each originating in a single pair from the same stock, have been inbred for from three to four generations. Several crosses between inbred families have been made and new inbred families begun from such crossbred birds. These are now in the second inbred generation. On the whole the results of the last four years have been similar to those of the first three. The new families have declined under inbreeding in much the same way as the first families. In spite of the seven years spent on this experiment I have not yet succeeded in getting any family beyond the fifth generation of brother by sister matings, and have had to resort to back-

crossing, half-brother sister, and occasionally to aunt by nephew or double cousin matings in order to keep some of the families alive. Of the four original families begun in 1920 only one is now alive, while of four families begun since 1920 two have survived. The deaths of these families have not all been due to inbreeding although because of its effect on embryo mortality, as I shall show later, inbreeding is the most important cause of their extinction. Several epidemic diseases have made the experiment very difficult to carry on and have hastened the death of some of the inbred families. Likewise the decline of the inbred lines in egg-production has been accompanied by rather poor egg production on the part of the non-inbred stock, indicating that conditions were not suitable for measuring the effect of inbreeding in this character. It must be said, however, that in any single year when conditions for both inbred and outbred fowls are about the same, the outbred birds always lay more eggs than the average of the inbred ones.

Perhaps the most interesting new information of the past four years has been obtained from the results of crossing the inbred lines. Two of the original families and one of the new families begun in 1922 were crossed in 1925. The comparison of the inbred with the outbred progeny from the same families showed that the cross had an immediate effect on the viability of the outbred embryos and on the growth, survival, and maturity rates of the outbred chickens. The outbred chickens were superior in most respects and at all ages to their inbred half brothers and sisters from the same mothers.

Some protocols in support of the above statements may now be given to indicate the scope of the experiments. There is given first the data on the hatchability of eggs. This character is chosen for illustration because the data obtained concerning it are on the whole the most reliable and extensive of any of the dozen variables which we have observed. All eggs are obtained from pullets, i. e. females about one year of age, and only the eggs incubated between April 15 and May 15 are considered, thus eliminating the effects of seasonal variations, which are known to have an important effect. All incubation has been carried out for seven years in the same incubator operated in the same manner, and the control eggs have shown that there has been little effective environmental variation during the seven years.

Table 1 gives the data for four of the largest inbred families. In general it is seen that the percentage of eggs hatched has tended to

decrease as inbreeding has proceeded, although in different degrees in different families.

Table 1

Effect of inbreeding on hatchability of eggs (percent of fertile eggs hatched) in four largest families

Genera- tion	Family IV		II		VIII		VII	
	No. eggs	% hatch	No. eggs	% hatch	No. eggs	% hatch	No. eggs	% hatch
P ₁	29	70.4	25	95.8	27	85.2	28	64.3
F ₁	50	56.0	220	60.0	383	51.4	214	49.5
F ₂	182	44.5	605	57.2	703	49.8	383	37.9
F ₃	294	29.6	286	45.8	94	19.1	107	40.2
F ₄	130	50.0	11	18.2	—	—	—	—
F ₅	65	41.5	—	—	—	—	—	—

Table 2

Effect of inbreeding on hatchability of eggs, all inbred families combined, compared with outbred stock
1920—1926

Genera- tion	Inbred families			Outbred stock	
	No. Families	No. eggs	% hatch	No. eggs	% hatch
P ₁	8	204	75.0	—	—
F ₁	8	1304	50.5	520	49.8
F ₂	7	2269	46.7	492	67.5
F ₃	5	932	34.3	768	60.8
F ₄	2	141	46.8	531	60.1
F ₅	1	65	41.5	742	59.2
Totals		4915		3053	

Table 2 gives the data for all inbred families combined. In addition to the decline in the percentage of eggs hatched, the decline in the number of families surviving is of considerable importance. For such a character as hatchability it is obvious that there exists a lower limit beyond which the percentage of embryos surviving cannot decline, for this leads to the death of the family. This limit under our conditions is probably in the neighbourhood of 25 or 30 percent hatchability, and

several families have fallen below this minimum and have died out in the early generations. The apparent rise in the percent of embryos which hatched in the fourth and fifth generations is due to the survival of a single family in which a fairly high rate was maintained. The results show an average decline in hatchability and a selective elimination of the poorest families in this respect.

Table 3
Hatchability under inbreeding and outbreeding

Family No.	No. eggs	% hatch
Inbreeding I— 2 ♀ × brother	174	47.4
Cross I— 2 ♀ × I—4 ♂	151	85.0
New inbreeding I—24 F ₁	245	69.0
Inbreeding I— 8 ♀ × brother	136	56.3
Cross I— 8 ♀ × I—2 ♂	127	73.4
New inbreeding I—82 F ₁	284	52.5
F ₁ cross × F ₁ cross I—24 ♀ × I—82 ♂	268	63.1

Table 3 shows the effect of cross- as compared with inbreeding on hatchability. The same inbred hens were crossed first with their own brothers to produce inbred progeny and later to a male from another inbred family. Both male and female parents *when inbred* were shown to give a low or mediocre hatchability. The substitution of another equally inbred male for the own brother was shown to increase considerably the hatchability of the eggs, in the two cases cited from 47 to 85 percent, and from 56 to 73 percent. The maternal inheritance in the two cases is the same, since the same fowls produced both the inbred and outbred eggs. An immediate effect of the more distantly related sperm on the viability of the embryos is shown. The amount of this heterosis in respect of hatchability differed in different families, some combinations producing a greater improvement than others, so that there is evidence not only of a general heterosis but also of specific genetic differences between the families crossed. The F₁ crossbred fowls were again inbred brother by sister and hatchability again declined, although in the first cross cited (Family I—2 × Family I—4) a fairly high rate of hatchability was maintained in the new inbred family (I—24). The double-cross of two different F₁ crossbred groups did not

further increase the heterosis effect in the one experiment made, although, since Family II was a common parent of both F_1 crossbred groups, the double cross involved a slight amount of inbreeding and is not a fair test of the possibilities of this method.

Table 4
Results of crossing inbred families compared with continued inbreeding

Family No.	% hatch	Mortality to 3 weeks %	Wt. 24 hrs gms.	Wt. 3 wks. gms.	Weight at maturity gms. ♀	Days to maturity ♀	Winter eggs ♀
I—4	53.0	4.5	33.4	72.4	1569	267	5.9
I—2	47.0	31.4	30.7	70.9	1450	225	21.2
F_1 I—2 × I—4	85.0	9.0	31.9	77.7	1606	204	29.5
I—8	42.9	29.0	30.5	66.8	1425	249	10.7
F_1 I—8 × I—2	73.4	7.4	34.6	89.3	1539	208	18.5
0	59.5	15.7	30.4	78.3	1518	214	20.0

In Table 4 inbred, F_1 crossbred and outbred progenies reared together are compared in respect of several characteristics. The F_1 crossbred birds were superior to the inbred ones in nearly all respects and were in general superior also to the outbred fowls from the same stock which had not been inbred. Next to hatchability, the greatest heterosis effect was noted in speed of attainment of sexual maturity as measured by the number of days between hatching and the laying of the first egg. In these data the crossbreds show little or no superiority in egg production, although the low general average (about 20 eggs in the four winter months) indicates that these data are not suitable for testing this point.

On the whole the data show most clearly the differentiation among the families, the average decline in the hatchability of eggs, and the immediate effect of heterosis on this character. Apparently then one very important factor affecting the viability of the embryo is its own genetic constitution, and it is assumed from this and other evidence (Dunn 1923a and b, 1924, 1926) of the action of lethal genes on embryonic development in the fowl that many recessive lethals and sub-lethals either stop or hinder the early development of the embryo.

In spite of the average adverse effect of inbreeding on growth and survival at other periods in the life of the individual, the factors affecting the survival of the embryo and of the growing and adult fowl are probably to a large extent independent, since from the data now at hand there appears to be little or no correlation between embryo and later mortality and growth.

This may be due in part to the action of other genetic and especially of environmental factors on the growth of the growing chicken which do not act on the embryo itself. The factors affecting embryonic growth and mortality therefore constitute a special problem which is worthy of study for its own sake and for which the fowl embryo offers good material, especially since by the inbreeding technique much light can be thrown on the nature and interrelationships of these factors.

The practical lessons to be drawn from our present knowledge of inbreeding in fowls are sufficiently obvious to require little further discussion. It will be generally admitted that fowls in general probably react to inbreeding in much the same way as the guinea-pig and the maize plant, and the specific methods of inbreeding followed by crossing already proved to be successful in these forms can undoubtedly be put to profitable use in poultry breeding.

References

- Cole, L. J. and J. G. Halpin. 1916. Journ. Am. Assoc. Inst. and Inv. in Poultry, vol. 3: 7—8.
— 1922. Anatom. Record, vol. 23: p. 97.
Dunn, L. C. 1923. Storrs Agr. Exp. Sta. Bulletin, 111.
— 1923a. Amer. Naturalist, vol. 57: 345—349.
— 1923b. Scientific Agriculture, vol. 4: 1—7.
— 1924. Proceedings of 2nd World's Poultry Congress, Barcelona.
Dunn, L. C. and W. Landauer. 1926. Amer. Naturalist, vol. 60: p. 574.
Goodale, H. D. 1919. Massachusetts Agr. Exp. Sta. Bulletin, 191.
Hays, F. A. 1923. Amer. Naturalist, vol. 58: 43—59.
Wright, Sewall. 1922. U. S. Dept. of Agriculture, Washington, D.C. Bulletins 1090 and 1121.
Wriedt, Chr. 1927. Archiv f. Geflügelkunde, vol. 1:293—312.

The Genetics of Trimorphism in *Lythrum salicaria*

E. M. East

Bussey Institution of Harvard University, Boston, Mass.

Genetic studies of *Lythrum salicaria* L. have been carried on at the Bussey Institution of Harvard University since 1920 as a part of an extended series of investigations on self-sterility. The plants are not completely self-sterile, since all three types will produce some seed after self-pollination; but the self-fertility exhibited is of low grade. The Mid styled plants are the most fertile, the resulting progeny consisting of Mids and Longs. Long styled plants are less fertile, the progeny consisting only of Longs. I have obtained no progeny from Short styled plants, but Darwin and Mrs. Barlow obtained all three forms from selfed shorts.

It will be recalled that the sporangia in this species are arranged in three tiers and that matings between gametes borne in sporangia of the same tier, the so-called "legitimate" matings of Darwin, are much more fruitful than matings of any other type, — the "illegitimate" unions of Darwin. I have been unable to make a satisfactory interpretation of this self- and cross-sterility in either physiological or genetic terms. I can only say that the genes which condition the form of flower appear to be distributed in the same manner to the three tiers of sporangia of each plant. In other words, "legitimate" and "illegitimate" pollinations yield similar results. Kostoff¹⁾ has shown that in the cross Mid style \times Long style pollen-tube growth is much slower after an "illegitimate" pollination than it is after a "legitimate" pollination. But it is uncertain whether similar growth rates hold for all "illegitimate" and "legitimate" pollinations. Nor is it known what

*) Dontcho Kostoff. Pollen-tube growth in *Lythrum salicaria*. Proc. Nat. Acad. Sci., 13: 253—255, 1927.

relation the pollen-tube growth curves formed by pollen bearing fat and starch respectively as reserve food materials hold to each other. I have not yet been able to convince myself that there is a consistent difference in growth rate between pollen tubes of these two types.

The inheritance of the flower form, however, yields to a simple interpretation. The flower differences are conditioned by three genes. The Long styled flower is the triple recessive. The Short styled flower is determined by a gene A which is probably lethal in the homozygous

Table I
Genetic Constitution of Plants having Different Style Lengths

Constitution	Type
$a m_a - m_b \cdot a m_a - m_b$	Long style
$a M_a - M_b \cdot a m_a - m_b$	Mid style
$a M_a - m_b \cdot a m_a - M_b$	" "
$a M_a - m_b \cdot a m_a - m_b$	" "
$a m_a - M_b \cdot a m_a - m_b$	" "
$A M_a - M_b \cdot a m_a - m_b$	Short style
$A M_a - m_b \cdot a m_a - M_b$	" "
$A M_a - m_b \cdot a m_a - m_b$	" "
$A m_a - M_b \cdot a m_a - m_b$	" "
$A m_a - m_b \cdot a m_a - m_b$	" "

condition. Short styled flowers may or may not carry the genes which determine the Mid style type. Mid styled flowers are determined by apparently duplicate genes M_a and M_b carried in the same chromosome. In both the male and the female gametes there is about 10 per cent crossing-over, with perhaps slightly less crossing-over in the females than there is in the males. The presence in the homozygous condition of either or both of the factors determining Mid produces a lethal effect. The genetic constitutions of the theoretically possible types are shown in Table I. It has not been proved that either M_a or M_b can exist alone, though *a priori* this seems probable. Adequate proof¹⁾ of the remaining

¹⁾ Cf. E. M. East. Inheritance of trimorphism in *Lythrum salicaria*. Proc. Nat. Acad. Sci. 13: 122—124, 1927.

postulates exists, including evidence of high and of low seed formation and seed viability in crosses where high lethal effects and where low lethal effects are expected.

The cross-over percentage was calculated from selfing Mid-styled plants of constitution $M_a - M_b \cdot m_a - m_b$. The actual numbers obtained were 194 Mids: 75 Longs, as shown in Table II. The crossover calculation was checked with other data, but it cannot be maintained that it is as accurate as might be desired. I hope to make a new determination based upon larger numbers at the end of the 1927 season.

Table II

Theoretical Results from Selfing Mid-styled Plants of Constitution
 $M_a - M_b \cdot m_a - m_b$

Homozygotes lethal and cross-overs 10 per cent

Mids	$M_a - M_b \cdot m_a - m_b$	form	57.7	per cent	progeny
,,	$M_a - m_b \cdot m_a - m_b$,,	6.4	,,	,,
,,	$m_a - M_b \cdot m_a - m_b$,,	6.4	,,	,,
,,	$M_a - m_b \cdot m_a - M_b$,,	0.4	,,	,,
,,	$m_a - M_b \cdot M_a - m_b$,,	0.4	,,	,,
Longs	$m_a - m_b \cdot m_a - m_b$,,	28.8	,,	,,
Actual numbers 194 Mids : 75 Longs					

Table III

Theoretical Results from Selfing Mid-styled Plants of Constitution
 $M_a - m_b \cdot m_a - M_b$

Homozygotes lethal and cross-overs 10 per cent

Mids	$M_a - m_b \cdot m_a - M_b$	form	80.6	per cent	progeny
,,	$M_a - m_b \cdot m_a - m_b$,,	9.0	,,	,,
,,	$m_a - M_b \cdot m_a - m_b$,,	9.0	,,	,,
,,	$M_a - M_b \cdot m_a - m_b$,,	1.0	,,	,,
Longs	$m_a - m_b \cdot m_a - m_b$,,	0.5	,,	,,
Mids of type $M_a - m_b \cdot m_a - m_b$ selfed give ratio of 2 Mids : 1 Long					

As yet it has been impossible to distinguish Mids of type $M_a - M_b \cdot m_a - m_b$ from Mids of types $M_a - m_b \cdot m_a - m_b$ or $m_a - M_b \cdot m_a - m_b$. There is not a great deal of difference in the results to be

expected after selfing these three types, however; the first yielding 71.2 Mids: 28.8 Longs, the second and third yielding 66.7 Mids : 33.3 Longs. These ratios are in marked contrast to the ratio to be expected when Mids of constitution $M_a - m_b \cdot m_a - M_b$ are selfed, as shown in Table III. This ratio is 99.5 Mids : 0.5 Longs.

Since it is not easy to obtain satisfactory ratios from selfed plants, a mixed lot of Mids were crossed with pollen from two plants of constitution $M_a - m_b \cdot m_a - M_b$. The ratios to be expected from such crosses are shown in Table IV. From their derivation the Mids used as

Table IV

Theoretical Results Obtained when Various Mids are Crossed with Mid of Constitution. $M_a - m_b \cdot m_a - M_b$

$$M_a - M_b \cdot m_a - m_b \times M_a - m_b \cdot m_a - M_b = 95.7 \text{ M} : 4.3 \text{ L}$$

$$M_a - m_b \cdot m_a - m_b \times M_a - m_b \cdot m_a - M_b = 96.7 \text{ M} : 3.3 \text{ L}$$

$$m_a - M_b \cdot m_a - m_b \times M_a - m_b \cdot m_a - M_b = 96.7 \text{ M} : 3.3 \text{ L}$$

$$M_a - m_b \cdot m_a - M_b \times M_a - m_b \cdot m_a - M_b = 99.5 \text{ M} : 0.5 \text{ L}$$

A mixed series of such crosses gave 624 M : 18 L = 97.2 M : 2.8 L

females should be preponderantly of the first type or of the first three types, with a few of the fourth type. One might logically expect, therefore, a ratio of about 3 per cent Longs. The actual results were 2.8 per cent Longs in a total of 642 plants.

When Mids are crossed with Longs, again there is a great contrast in the results to be expected when Mids of constitution $M_a - m_b \cdot m_a - M_b$ are compared with Mids of other constitutions. As shown in Table V, three types of Mids give very nearly 1 Mid : 1 Long. The actual results

Table V

Mids crossed with Longs

$$M_a - m_b \cdot m_a - m_b \times m_a - m_b \cdot m_a - m_b = 50 \text{ M} : 50 \text{ L}$$

$$m_a - M_b \cdot m_a - m_b \times m_a - m_b \cdot m_a - m_b = 50 \text{ M} : 50 \text{ L}$$

$$M_a - M_b \cdot m_a - m_b \times m_a - m_b \cdot m_a - m_b = 55 \text{ M} : 45 \text{ L}$$

Obtained 229 M : 262 L

$$M_a - m_b \cdot m_a - M_b \times m_a - m_b \cdot m_a - m_b = 95 \text{ M} : 5 \text{ L}$$

Obtained 494 M : 42 L = 92 M : 8 L

were 229 Mids : 262 Longs. The other cross should give 95 Mids : 5 Longs. The ratio found was 494 Mids : 42 Longs, that is to say, 92 Mids : 8 Longs.

When Shorts are crossed with Longs, various results are to be expected; but they fall readily into three groups, as shown in Table VI.

Table VI
Shorts crossed with Longs

$A m_a - m_b \cdot a m_a - m_b \times a m_a - m_b \cdot a m_a - m_b =$	1.0 L : 0.0 M : 1.0 S
Obtained	437 L : 481 S
$A M_a - m_b \cdot a m_a - m_b \times a m_a - m_b \cdot a m_a - m_b =$	25.0 L : 25.0 M : 50.0 S
$A m_a - M_b \cdot a m_a - m_b \times a m_a - m_b \cdot a m_a - m_b =$	25.0 L : 25.0 M : 50.0 S
$A M_a - M_b \cdot a m_a - m_b \times a m_a - m_b \cdot a m_a - m_b =$	22.5 L : 27.5 M : 50.0 S
Obtained	95 L : 115 M : 225 S = 21.8 L : 26.4 M : 51.8 S
$A M_a - m_b \cdot a m_a - M_b \times a m_a - m_b \cdot a m_a - m_b =$	2.5 L : 47.5 M : 50.0 S
Obtained	9 L : 77 M : 116 S = 4.4 L : 38.1 M : 57.5 S

First there is the Short which does not carry Mid, with the constitution $A m_a - m_b \cdot a m_a - m_b$. Theoretically reciprocal crosses with Longs should yield a ratio of 1.0 Short : 1.0 Long. Actually there were obtained 481 Short : 437 Long. Three other types of Short should give ratios approaching 2 Shorts : 1 Mid : 1 Long. The data obtained were 225 Short : 115 Mid : 95 Long, or 51.8 Short : 26.4 Mid : 21.8 Long. Quite a different ratio is to be expected when Shorts of constitution $A M_a - m_b \cdot a m_a - M_b$ are used in crosses with Longs. Here 50 Shorts : 47.5 Mids : 2.5 Longs are to be anticipated. The actual data were 116 Shorts : 77 Mids : 9 Longs, or 57.5 Shorts : 38 Mids : 9 Longs.

Table VII
Mids Crossed with Shorts which are known not to carry Mid factors.

$a M_a - m_b \cdot a m_a - m_b \times A m_a - m_b \cdot a m_a - m_b =$	25.0 L : 25.0 M : 50.0 S
$a m_a - M_b \cdot a m_a - m_b \times A m_a - m_b \cdot a m_a - m_b =$	25.0 L : 25.0 M : 50.0 S
$a M_a - M_b \cdot a m_a - m_b \times A m_a - m_b \cdot a m_a - m_b =$	22.5 L : 27.5 M : 50.0 S
Obtained	126 L : 125 M : 243 S = 25.3 L : 25.5 M : 49.2 S
$a M_a - m_b \cdot a m_a - M_b \times A m_a - m_b \cdot a m_a - m_b =$	2.5 L : 47.5 M : 50.0 S
Obtained	5 L : 36 M : 45 S = 5.8 L : 41.9 M : 52.3 S

When Mids of various constitutions are crossed with Shorts known not to carry factors conditioning Mid, the results again fall into two groups, as shown in Table VII. Three types of Mids give ratios approaching 2 Short : 1 Mid : 1 Long. The experimental data were 243 Shorts : 125 Mids : 126 Longs, or 49.2 Shorts : 25.5 Mids : 25.3 Longs. A Mid of constitution $a M_a - m_b \cdot a m_a - M_b$, on the other hand, should give a ratio of 50.0 Shorts : 47.5 Mids : 2.5 Longs when crossed to a Short without the M genes. Unfortunately, only two such families have been grown, therefore the numbers available are small. But there is reasonable

Table VIII

Mids Crossed with Shorts which are known to carry Mid factors

$a M_a - m_b \cdot a m_a - m_b \times A M_a - m_b \cdot a m_a - m_b = 16.7 L : 33.3 M : 50.0 S$
$a M_a - M_b \cdot a m_a - m_b \times A M_a - m_b \cdot a m_a - m_b = 15.0 L : 35.0 M : 50.0 S$
$a M_a - M_b \cdot a m_a - m_b \times A M_a - M_b \cdot a m_a - m_b = 14.4 L : 35.6 M : 50.0 S$
$a M_a - m_b \cdot a m_a - M_b \times A M_a - m_b \cdot a m_a - m_b = 1.7 L : 48.3 M : 50.0 S$
$a M_a - m_b \cdot a m_a - M_b \times A M_a - M_b \cdot a m_a - m_b = 2.2 L : 47.8 M : 50.0 S$
$a M_a - m_b \cdot a m_a - M_b \times A M_a - m_b \cdot a m_a - M_b = 0.25 L : 49.75 M : 50.0 S$

Table IX

Results from crossing heterozygous Mids with Shorts known to carry Mid

No.	Cross	Origin Female	Origin Male	Form of Progeny		
				L	M	S
1206	M \times S	A (wild plant)	(M(M \times L) 32 \times SC) 37	0	12	15
1208	M \times S	A (wild plant)	(M(M \times L) 32 \times SC) 2	3	17	13
1212	M \times S	A (wild plant)	(SA \times MA) 2	3	24	21
1210 ¹⁾	M \times S	A (wild plant)	(M(M \times L) 32 \times SE) 1	7	37	40
1308	M \times S	(MD 18 \times LA) 17	(SA \times MA) 2	4	7	12
1321	M \times S	(MD 18 \times LA) 17	(M(M \times L) 32 \times SC) 37	3	8	21
1304	M \times S	(MD 18 \times LA) 12	(SA \times MA 19) 2	2	46	66
1305	S \times M	(SA \times MA 19) 2	(MD 18 \times LA) 12	2	41	68
1302	S \times M	(SA \times MD 18) 43	(MD 18 \times LA) 17	20	54	71

¹⁾ Short not known to carry Mid.

agreement with expectation in the figures 45 Shorts : 36 Mids : 5 Longs, a ratio of 52.3 Shorts : 41.9 Mids : 5.8 Longs.

The expectation for Mids crossed with Shorts known to carry Mid are listed in Table VIII. All of the possible types are given; though naturally the number of crosses possible is larger, since any given type of Mid may be used as a Short (plus gene A) and *vice versa*. In one group of crosses the ratio approaches 50 Short : 35 Mid : 15 Long. In the other group the ratio approaches 50 Short : 48 Mid : 2 Long.

Table IX presents a series of results from such unions. The Shorts used are known to carry Mid factors, because of their behavior in other crosses, with one exception. It is rather difficult to say just where each of these families belongs on account of the small numbers involved. From the last three families, Nos. 1304, 1305, and 1302, where numbers are fairly adequate, however, one is forced to the conclusion that here again the two decidedly different ratios are found. There is hardly anything in common with the ratio 134 Shorts : 87 Mids : 4 Longs, and the ratio 71 Shorts : 54 Mids : 20 Longs.

Considering all of these data together, I feel that there is a fair proof of the genetic hypothesis submitted.

Heredity in the Genus *Fragaria* with Special Reference to the False Hybrids of Millardet

E. M. East

Bussey Institution of Harvard University, Boston, Mass.

The work of Millardet (1894) on *Fragaria* is commonly cited in textbooks of Genetics as an example of inheritance governed by laws somewhat different from those which are ordinarily effective. Millardet himself was of this opinion. In the introduction to his paper, he says: — "Gärtner states that we know of no case where the characteristics of either of the two species composing a hybrid have been transmitted as a whole. All of the physiologists who have occupied themselves with hybridization are of the same opinion. My intention, in this work, is to demonstrate that in the genus *Fragaria* the offspring obtained from the hybridization of certain species form an exception to this rule. They reproduce completely the specific type of the father or of the mother, and resemble in consequence the one or the other without uniting in themselves any of the distinctive characters of the two interacting species."

The evidence upon which Millardet bases his conclusions is briefly as follows:

The first cross described was between *F. vesca* var. *alba* and an hermaphroditic variety of *F. chiloensis*. One of the four resulting hybrids resembled the mother in every respect except that the fruit was red. Millardet evidently considers this last point to be of no importance; but to the modern geneticist it is proof that the plant was a true hybrid and not the result of induced parthenogenesis or polyembryony. Since this individual exhibited only the characters of *F. vesca*, it probably was the result of adventitious pollination from a red-fruited plant of that species. The other three hybrids resembled the male parent, *F. chiloensis*, from which, the author says, "it was almost impossible to distinguish them." These plants were almost completely sterile,

but did yield a few seeds when left unprotected against foreign pollen. The resulting plants were like *F. chiloensis*.

In another cross, *F. elatior* × *F. grandiflora* var. Globe, 15 plants were produced, of which 14 were like the female parent and 1 like the male parent.

In a third cross, *F. vesca* × *F. grandiflora* var. Globe, 1 plant resulted. It was like the male parent.

In a fourth cross, *F. vesca* × *F. grandiflora* var. Ananas, 24 plants were obtained. Of these, 23 were like the female parent and 1 like the male parent.

In the remaining crosses, the progeny resembled the female parent, which happened in all cases to be either *F. vesca* or *F. elatior*.

In 1907, Solms-Laubach reported some crosses between a pistillate form of *F. virginiana* and *F. elatior*, in which the results of Millardet were assumed to have been substantiated. He says: —

„Aus den Samen der *Fragaria virginiana* war also hier fast ganz reine *elatior* aufgegangen, es war ‚fécondation sans croisement‘ in schönster Form eingetreten.“

We have then to interpret (1) cases in which supposed hybrids resembled the female parent and bred true, (2) cases in which actual hybrids resembled the female parent and bred true to these specific characters, (3) cases where the hybrids resembled the male parent, and (4) cases where these patroclinous hybrids bred more or less true to the characteristics which they exhibited in the first hybrid generation.

The evidence which I wish to present in brief has been obtained at the Bussey Institution of Harvard University during the past eight years. The cytological observations were made by Mr. K. Ichijima (1926); the pedigree culture experiments were largely carried out by Dr. A. J. Mangelsdorf.

We can come to no decision at this time regarding the alleged matroclinous plants. It has been generally assumed that induced parthenogenesis or induced apogamy — presumably polyembryony — is the basis for Millardet's observations of plants resembling the female parent. It is quite possible that this is the case. But it must be noted that neither the experiments of Millardet nor of Solms-Laubach were properly safeguarded against error. All of the records of plants resembling the female parent and breeding true to their characters may be instances of accidental pollination with pollen from plants of the same species. In the case of the cross between *F. vesca* var. *alba*

and *F. chiloensis*, one may conclude unhesitatingly that *vesca* pollen is the effective cause. In the other cases, the matter is still open.

During our earlier experiments, with methods of guarding against contamination much more effective than those used by Millardet, we obtained numerous plants resembling the female parent, plants which were $2 \times$ in chromosome number and which bred true. If our observations are correct, the phenomenon is one of induced parthenogenesis with a later doubling of the chromosome number. A cross was made between white-fruited and red-fruited varieties of *F. vesca*, — the difference here being that of a single factor with dominance of red fruit. Plants of the F_1 generation were pollinated with pollen from other species. Matroclinous plants resulted which were in part red-fruited and in part white-fruited, proving, — if the observations are valid — that the induced development is gametic rather than zygotic.

But we cannot be certain of our observations. The pollen of all of the *Fragaria* species is very small and very light. Precautions which serve in experiments with other plants do not serve here. And when we made our crosses under conditions which absolutely excluded errors due to contamination, no matroclinous plants were obtained. We are continuing these experiments, and expect shortly to be able to draw definite conclusions in this regard. Fortunately, the matter of matroclinous plants is the least interesting. The interpretation of the patroclinous hybrids is more important.

The *Fragaria* species fall into three groups based upon the gametic number of chromosomes. The 7-chromosome group includes the following hermaphroditic species which resemble one another closely: — *F. vesca* L., *F. mexicana* Schlecht., *F. americana alba* Porter, *F. bracteata* Heller, and *F. californica* Cham. & Schlecht. One species, *F. elatior* Ehr., which is usually hermaphroditic, has 21 chromosomes. The 28-chromosome group, which contains species that are sometimes dioecious, includes *F. virginiana* Duchesne, *F. glauca* Watson, *F. chiloensis* L., and all of the garden varieties thus far tested, commonly placed under the species *F. grandiflora* Ehr. There appears to be no wild species having 14 chromosomes; but in a cross between *F. bracteata* and *F. Helli*, a *vesca* variety, a 14-chromosome plant appeared which bred true to its characteristics, including the chromosome number.

Crosses between species having the same chromosome number behave in a perfectly normal manner. Such differences as the parents exhibit segregate and recombine as expected. Moreover, our experience

with crosses between *F. chiloensis* and *F. virginiana*, as well as the historical evidence, lead us to believe that Duchesne was correct in tracing the descent of the cultivated strawberry to these two species. Three pistillate plants of *F. chiloensis* were brought from Chile to France by M. A. Frezier. These clons were incapable of self-fertilization, of course, but bore well when grown together with either *F. elatior* or *F. virginiana*. Since the hybrids between *F. chiloensis* and *F. virginiana* are completely fertile, while hybrids between *F. chiloensis* and *F. elatior* are rather sterile, and since all garden varieties combine the characteristics of *virginiana* and *chiloensis*, we have reason to believe that no other species have been concerned in the origin of the modern strawberry.

The results obtained when crosses were attempted between species carrying different chromosome numbers may be described briefly as follows: —

7-chromosome species \times 21-chromosome species, — *F. vesca* crossed with *F. elatior* seeded easily; but of 600 seeds, only 4 germinated. All of the seedlings died within two weeks. The reciprocal cross was unsuccessful.

7-chromosome species \times 28-chromosome species, — flowers of *F. vesca* pollinated from *F. chiloensis* nearly always produce fruit; but only 6 seedlings have been obtained from over 1200 seeds planted. Four of these plants were dwarfs which persisted for many months, developing many tiny leaves, but gaining very little in bulk. The other two hybrids were vigorous plants which attained the size of the parental plants in about 6 months. These plants resemble the male parent, *F. chiloensis*, very closely indeed in shape of leaf, texture of leaf, hairiness, and in the production of runners. Only one has blossomed, the flowers being almost identical with the male parent.

Several crosses have been attempted between *F. americana* and *F. glauca*. 66 seeds were obtained, but only 1 dwarf plant resulted.

F. vesca, on the other hand, crosses readily with the pollen of *F. glauca*. Five plants have been obtained from about 250 seeds. Four were dwarfs. The fifth plant is more vigorous but less than half the size of either of the parental species. It resembles the *glauca* parent in its vegetation. The flowers, though numerous, are abnormal, with greenish petals and rudimentary anthers.

F. vesca rosea crosses with *F. glauca* somewhat less readily. 76 seeds have yielded 7 plants, 5 being miniature dwarfs, 1 a dwarf of somewhat larger size, and 1 a flowering plant about one-third the size of plants

of the parental species. This last plant hardly resembles either parent, but is more nearly like *glauca* than *vesca*.

F. vesca sets fruit rather freely with pollen from *F. virginiana*. From 500 seeds, 22 plants have been obtained. One is pure *vesca*. Eleven are miniature dwarfs. The other 10 plants are vigorous and flower freely; but the flowers are small and are completely sterile in back crosses. Each of these plants resembles the *virginiana* parent very closely, particularly as to shape and texture of leaves.

F. bracteata with pollen from *F. virginiana* yields but few seeds, though these seeds germinate fairly well. From 24 seeds, 12 plants were obtained. There were 2 plants apparently identical with the *bracteata* parent except that they had pistillate instead of hermaphroditic flowers. The other 10 plants were normal hybrids resembling the 28-chromosome parent except in details of leaf-shape. The plants produce normal flowers and a small amount of pollen; but selfing and back-crossing have not been successful.

In crosses between 7-chromosome species and 28-chromosome species, therefore, three types of plants have been obtained. There are first individuals resembling the mother which are completely fertile. These plants evidently are either the result of induced parthenogenesis, of induced apogamy, or of accidental selfing. There are two types of true hybrids, one is a dwarf, the other resembles the 28-chromosome male parent.

No successful crosses have been made between 28-chromosome species pollinated with pollen from 7-chromosome species.

28-chromosome species \times 21-chromosome species, — a cross between *F. virginiana* and *F. elatior* has given a 90 per cent seed germination, much the best of any of these hybrids. The resulting plants exhibited a high degree of variation in vigor, yet the dominance of *F. elatior* is very striking. Many of the F_1 plants can scarcely be distinguished from the pure species except by their sterility. The reciprocal cross has never been successful.

It will therefore be seen that we have corroborated three of Millardet's observations of patrocliny, — those in which 7-chromosome species are crossed with 28-chromosome species. The plants are true hybrids, and the patrocliny is merely the dominant influence of the higher number of chromosomes. The fourth case of Millardet, *F. elatior* (21) \times *F. grandiflora* (28) we have never been able to repeat. The

case cited by Solms-Laubach, *F. virginiana* (28) \times *F. elatior* (21), accords exactly with our experience. Evidently in this instance the higher number of chromosomes of the female parent *F. virginiana* is unable to dominate the characters exhibited by *F. elatior*. This phenomenon is simply a statement of fact, however, there being no question but that true hybrids have been obtained. Millardet's observation of patroclinous hybrids breeding true has not been corroborated. Such hybrids when selfed have yielded no progeny. But it is not improbable that he was correct in this regard, in the sense that patroclinous hybrids may sometimes yield offspring when fertilized with the pollen of the pure species which they resemble.

There is only one other point to be mentioned, the frequent occurrence of dwarf hybrids. We have suspected that perhaps these are haploid plants. Unfortunately, they present difficulties to the cytologist since they do not flower and their root system is meagre. Mr. S. H. Yarnell of my laboratory has been able to make root-tip counts in only two instances. These counts did not show haploidy.

Literature cited

- Ichijima, K. 1926. Cytological and genetic studies on *Fragaria*. — *Genetics* 11: 590—604.
- Millardet, A. 1894. Note sur l'hybridation sans croisement ou faux hybridation. *Mém. Soc. Sci. phys. nat. Bordeaux*. 4 Sér., 4: 349—372.
- Solms-Laubach, Graf von. 1907. Über unsere Erdbeeren und ihre Geschichte. — *Bot. Zeitschr. Straßburg*, 1 Abt. 65: 1—74.

Le diverse forme di eredità “legata col sesso” nella specie umana, e la loro spiegazione

Paolo Enriques

Istituto di Zoologia della R. Università di Padova

La mia comunicazione comprende 3 parti: I. Teoria — II. Pratica — III. Spiegazione.

I. Teoria. — È semplice ed evidente. A) Negli animali nei quali il σ è eterozigote, è possibile teoricamente:

1. Eredità diaginica — ossia per il cromosoma X, coi fenomeni ben conosciuti nei casi della emofilia ecc.

2. Eredità olandrica — ossia per il cromosoma Y, il quale si trasmette in linea maschile: qui si deve dunque trasmettere il carattere a tutti i σ e solo ai σ (le figlie non possono essere nemmeno conduttrici). Questa eredità può aversi nella determinazione del sesso tipo XY, non in quella tipo XO.

B) Negli animali nei quali la φ è eterozigote, è possibile teoricamente:

2. Eredità diaandrica — ossia per il cromosoma sessuale che corrisponde al cromosoma X del gruppo A, coi fenomeni ben conosciuti nel caso della *Abraaxas grossulariata* var. *lacticolor*.

4. Eredità ologinica — ossia per il cromosoma corrispondente ad Y del gruppo A, quando esso esiste.

Indichiamo la determinazione del sesso nel gruppo B colla notazione YX e YO. Il σ ha perciò la notazione YY.

Questa è la sistematizzazione dei varî tipi di eredità legata col sesso, che sono teoricamente possibili.

Nell' uomo, come è noto, il σ è eterozigote, perciò la teoria gli attribuisce le possibilità del gruppo A.

II. Pratica. — Si trovano nell' uomo, in pratica, le seguenti forme di eredità legata col sesso:

1. Eredità diaginica. Es.: emofilia, daltonismo ecc. — casi tanto noti, che non vi è bisogno di illustrarli.

2. Eredità olandrica. Un caso simile è quello delle zigodattilia in una famiglia americana. Esso è stato così considerato, oltrechè da me, anche dal Castle, in maniera indipendente l'uno dall'altro.

3. Eredità ologinica. Un altro albero genealogico di daltonismo, raccolto dal Cunier, è riportato da vari autori, p. e. dal Plate, comprende 5 generazioni con 12 ♀ tutti affetti e 9 ♂ tutti normali.

Non può spiegarsi questo albero genealogico come di eredità diaginica, perchè nella eredità diaginica una ♀ affetta ha sempre il padre affetto ed i figli ♂ affetti; qui vi sono già alla 2^a generazione 2 ♀ affette il cui padre è normale. Più oltre non sono indicati i mariti; ma i figli ♂ di ♀ affette sono 7 e tutti sani.

Può sorgere il sospetto che si tratti di eredità dominante indipendente dal sesso. Un caso che può spiegarsi in tale maniera è riportato dal Davenport nel suo pregevole trattato, sebbene egli faccia solo osservare che vi sono nel caso da lui riportato anche parecchie ♀ affette, oltre ai ♂. Nel caso che sta davanti ai nostri occhi, se esso fosse eredità dominante indipendente dal sesso, bisognerebbe ammettere che per combinazione tutte le ♀ sono affette e tutti i ♂ sono normali; questa combinazione sarebbe teoricamente rarissima. Tuttavia non è escluso che in mezzo ai moltissimi alberi genealogici di eredità dominante, p. e. del color nero dei capelli, se ne possa trovare accidentalmente uno di questo tipo. Qui però si conosce, pel daltonismo, come ho detto, un solo albero genealogico indipendente dal sesso, quello riportato dal Davenport; e questo sarebbe il secondo; e per l'appunto dovrebbe essere così strano ed improbabile. Evidentemente ciò non può essere. Bisogna dunque ritenere che la legge della eredità sia qui tutt'altra, e precisamente la legge ologinica.

Un altro caso, ch'io stesso ho pubblicato, riguarda la cateratta senile. Compare in questa famiglia circa a 50 anni e colpisce solo le ♀, tutte tranne una. 6 ♀ sono qui affette in 2 generazioni. 9 ♂ son tutti normali. Anche qui è da escludersi senz'altro l'eredità diaginica, per la principale ragione, che i tre figli ♂ di ♀ affette sono sani (e così pure 8 fratelli di 3 ♀ affette). Si tratta forse di una forma dominante senza legami col sesso? Ci sono 11 ♂ sani nei quali la probabilità di essere normali dovrebbe essere per ciascuno di 1:2; la probabilità composta per tutti dovrebbe essere dunque di $1:2^{11}$, cioè 1:2048; ossia estremamente improbabile il caso che tutti siano normali. Perciò interpretiamo questo

caso come ologinico. Una ♀ normale morta a 68 anni si può spiegare colla considerazione che le malattie spesso presentano saltuarie eccezioni o eccezionali ritardi nel manifestarsi.

III. Spiegazione. — Per l'eredità diaginica dell' emofilia ecc. la spiegazione è ovvia e nota (cromosoma X).

Per l'eredità olandrica, vi è il cromosoma Y. Esso è latore di eredità olandrica anche in altri casi (pesci ecc.). Però, vi è qui una questione. Esiste il cromosoma Y nella specie umana? Viniwarter assicura di no, in seguito ad osservazione accurata. Altri A A assicurano di sì. Suppongo perciò che la sua presenza sia possibile ma non costante nella specie umana, ciò che le ricerche citologiche a venire meglio metteranno in chiaro.

Per l'eredità ologinica, si desta la nostra sorpresa, perchè questa eredità è teoricamente legata alla sessualità YX. Infatti, se una ♀ affetta ha le figlie affette e i figli sani, vuol dire che il cromosoma latore dell' affezione conduce anche il sesso ♀, che cioè le due categorie affetto — sano coincidono colle due categorie ♀ — ♂.

Qui avanzo un'ipotesi; nella *Drosophila* ♀, Bridges ha trovato casi eccezionali di "non disgiunzione" dei cromosomi, nei quali cioè la ♀ ha uova con 2 X oppure con nessuno. Ecco le conseguenze:

	♂		♀	
	XY		XX	
I.				
gameti:	X	Y	(XX)	O
II.	YO	XO	Y (XX)	X (XX)
	(1)	(2)	(3)	(4)

Di queste 4 combinazioni teoriche, ne esistono però solo 2, la 3^a, cioè Y (XX), che è una ♀ e la 2^a, XO, che è un ♂. Ne deriva una fecondazione selettiva.

Se questo accade nella famiglie umane considerate, e se (XX) è latore della cataratta ecc., è chiaro che si perpetua il modo ologinico, come risulta dal seguente specchio (segniamo con un apice il cromosoma affetto):

	♂		♀	
	XY		Y (XX)'	
I.				
gameti:	X	Y	Y	(XX)'
II.	XY	YY	Y (XX)'	X (XX)'
	(1)	(2)	(3)	(4)

Oppure, nel matrimonio con un maschio XO, si sha:

	σ XO		φ Y (XX')	
I.	gameti: X O		Y	(XX')
II.	XY	YO	O (XX')	X (XX')
	(1)	(2)	(3)	(4)

Di queste 4 categorie non si può prevedere, per tutte, la vitalità; ma una cosa si può dire, che anch'esse portano di conseguenza la eredità ologinica.

Dunque il caso eccezionale della eredità ologinica nell'uomo si può spiegare con un comportamento eccezionale dei cromosomi nella ♀, cioè la non disgiunzione dei cromosomi.

Se nella famiglia considerata per la cateratta vi sia anormale comportamento dei cromosomi, forse questo porta anche un'altra conseguenza. Nella generazione II, la quale mostra per la 1^a volta l'eredità ologinica in modo sicuro (la ♀ capostipite probabilmente non aveva la cateratta) appare un altro fatto molto poco probabile, ossia la nascita successiva di 10 ♂, seguita da quelle di 4 ♀! La notazione è stata fatta giustamente, secondo l'ordine di nascita.

Conclusioni. Nella specie umana si trova eredità diaginica, olandrica, ologinica; non (fino ad ora) diaandrica.

La eccezionalità della forma ologinica e la sua importanza per l'eredità nell'uomo, spero potrà fermare l'attenzione dei cultori di genetica, sì che in un prossimo avvenire possano saltar fuori altri alberi genealogici di questo tipo. Tanto meglio se si potrà in qualche caso fare l'indagine citologica.

(v. anche: Enriques, P.: "Hologynic heredity", *Genetics* 7, 583—9, 1922 e "L'eredità nell'uomo", 386 pp. Vallardi, Milano, 1924).

Zur Genetik der Heterostylie

Alfred Ernst

Institut für allgemeine Botanik der Universität Zürich
(Mit 2 Textfiguren)

Seit 1877, dem Ausgabejahr von Darwins zusammenfassendem Werk über „Die verschiedenen Blütenformen an Pflanzen der nämlichen Art“, ist das Heterostylieproblem während eines weiteren halben Jahrhunderts von Floristen und Systematikern, Ökologen und Statistikern, Morphologen, Physiologen und schließlich auch von den Genetikern erneut und nach den verschiedensten Richtungen bearbeitet worden. Vor kurzem wurde von sachkundiger Seite (G. v. Uebisch, 1925) eine „genetisch-physiologische Analyse der Heterostylie“ versucht, welche auf Grund der weitschichtigen Literatur und eigener Untersuchungen der Verfasserin in trefflicher Weise die genetisch-physiologischen Seiten des Gesamtproblems darlegt und diskutiert. Es kann sich also bei dieser Sachlage nicht darum handeln, in einem kurzen Referat nochmals das Gesamtproblem aufrollen zu wollen, ich beschränke mich an dieser Stelle auf einige kurze Mitteilungen über meine eigenen experimentellen Untersuchungen an Primeln.

Nach den Untersuchungen von W. Bateson und R. Gregory (1905) an *P. sinensis* beruht die Ausprägung des Blütendimorphismus auf der Auswirkung eines Faktorenpaares. Der unter der Bezeichnung langgrifflich zusammengefaßte Merkmalskomplex (Gynaeceum mit langem Griffel und hochstehender Narbe, tiefstehende Antheren) verhält sich rezessiv gegenüber der Kurzgrifflichkeit (Gynaeceum mit kurzem Griffel und tiefliegender Narbe, hochstehende Antheren).

$$\begin{array}{l|l} \begin{array}{c} \circ \\ ||| \\ ||| \end{array} = a & \text{Langgriffel} = aa = n^- \\ \hline \begin{array}{c} || \\ \circ \end{array} = A & \text{Kurzgriffel} = \frac{Aa}{AA} = n^o \end{array}$$

Die Langgriffel sind homozygot, die Kurzgriffel in überwiegender Mehrzahl heterozygot. Bei Bezeichnung der homozygoten Langgriffel als aa, der heterozygoten Kurzgriffel als Aa, der seltenen homozygoten Kurzgriffel als AA, lassen sich die möglichen Bestäubungen mit den Zahlenverhältnissen ihrer Nachkommen durch die nachfolgenden Formeln darstellen:

lang × kurz (heterozygot)	= aa × Aa = Aa + aa	= 1 lang : 1 kurz
lang × kurz (homozygot)	= aa × AA = Aa + Aa	= 0 lang : n kurz
kurz (heterozygot) × lang	= Aa × aa = Aa + aa	= 1 lang : 1 kurz
kurz (homozygot) × lang	= AA × aa = Aa + Aa	= 0 lang : n kurz
lang × lang	= aa × aa = aa + aa	= n lang : 0 kurz
kurz (heterozygot) × kurz		
(heterozygot)	= Aa × Aa = AA + 2 Aa + aa	= 1 lang : 3 kurz
kurz (heterozygot) × kurz		
(homozygot)	= Aa × AA = AA + Aa	= 0 lang : n kurz
kurz (homozygot) × kurz		
(heterozygot)	= AA × Aa = AA + Aa	= 0 lang : n kurz
kurz (homozygot) × kurz		
(homozygot)	= AA × AA = AA + AA	= 0 lang : n kurz

Spätere Untersuchungen verschiedener Forscher, deren Namen und Arbeiten an dieser Stelle anzuführen ich mir der gebotenen Kürze wegen versagen muß (vgl. A. Ernst, 1925, S. 19), haben gezeigt, daß der von Bateson und Gregory aufgestellten Formulierung der Lang- und Kurzgriffel und des Erbganges der Heterostylie eine weit über den untersuchten Spezialfall hinausgehende Gültigkeit zukommt. Dieser Erbgang der Heterostylie ist namentlich deswegen viel beachtet und besprochen worden, weil auch ein anderer Dimorphismus, der Geschlechtsdimorphismus der Diözisten im Pflanzen- und Tierreich, sich nach demselben einfachen Mendelschema vererbt oder zu vererben scheint. Im einen wie im anderen Falle dürfte der bisherige Erklärungsversuch allerdings nur einen weiten Rahmen bedeuten, in welchem sich die Vererbung der Heterostylie, wie die Vererbung des Geschlechtes, mit zahlreichen Variationen und Komplikationen abspielt. Von einigen dieser Komplikationen im Erbgang der Heterostylie soll im nachfolgenden zuerst die Rede sein.

I. Faktorenkoppelung und Faktorenaustausch im Erbgang der Heterostylie

Schon Ch. Darwin (1862) und J. Scott (1865) haben festgestellt, daß bei verschiedenen Primeln gelegentlich auch Stöcke mit gleich hochstehenden Narben und Antheren vorkommen. Man hat solche

Pflanzen, deren Existenz in der späteren Literatur bald bestritten, bald ausdrücklich wieder bestätigt worden ist, als gleichgriffelig, homodynam, homostyl, homogam, isostyl, subheterostyl bezeichnet, alles Namen, von denen kein einziger das Entscheidende, nämlich die gleich hohe Stellung von Narbe und Antheren deutlich ausdrückt. Ich habe mir vorbehalten, die Terminologie der Heterostylie in anderem Zusammenhange zu bereinigen und benenne auch hier nochmals Langgriffel mit hochstehenden Antheren mit h^- , die Kurzgriffel mit tiefstehenden Antheren mit h^0 , zur Unterscheidung von den normalen Langgriffeln (n^-) und den normalen Kurzgriffeln (n^0).

Genetische Untersuchungen mit solchen homostylen Primeln haben schon Bateson und Gregory (1905) und in den letzten Jahren G. von Uebisch (1923) durchgeführt, ohne aber in der Auswertung der Versuchsergebnisse zu einem restlos befriedigenden Verständnis dieser Abweichungen zu gelangen. Meine eigenen Untersuchungen sind von dem Umstand begünstigt worden, daß dazu ein einheitliches Material von genau bekannter Abstammung benutzt werden konnte.

Eine eingetopfte *P. hortensis*, M. 11⁰/18, war 1918 in eine Serie von Pflanzen eingestellt worden, mit welchen die Möglichkeit der reziproken Kreuzung zwischen Gartenaurikel und der wilden *P. hirsuta* All. studiert werden sollte. Um eine Beurteilung der Fertilitätsverhältnisse bei diesen Kreuzungen und eine Analyse der Kreuzungsergebnisse möglich zu machen, waren an jedem Stock von *P. hortensis* auch einige legitime Bestäubungen mit andern Gartenaurikeln, sowie Selbstbestäubungen vorgenommen worden. So ist in den Versuchen von 1918 und 1919 die Pflanze M. 11⁰ ebenfalls sowohl als Samen- wie als Pollenpflanze verwendet worden. Ihre gesamte Nachkommenschaft ergab hinsichtlich der typischen Heterostyliemerkmale überraschende Verhältnisse. Aus den Samen einiger aus legitimen Bestäubungen mit Pollen von Langgriffeln gewonnener Früchte sind im gewohnten Verhältnis von 1:1 Lang- und Kurzgriffel hervorgegangen. Sie war also heterostyl, dagegen war sie nicht heteranther, denn die Langgriffel dieser Fruchtfamilie zeigten sämtlich nicht die zu erwartende Tiefstellung der Antheren, sondern die hohe Antherenstellung der Kurzgriffel; Narben und Antheren standen auf gleicher Höhe. Das gleiche Resultat ergab auch die Nachkommenschaft aus sämtlichen legitimen Bestäubungen, bei welchen Pollen von M. 11⁰ verwendet worden war, während dieselben Mutterstöcke aus Bestäubungen mit andern Kurzgriffeln von *P. hortensis*, *Auricula* oder *hirsuta* im richtigen Zahlenverhältnis normale Lang- und

Kurzgriffel hervorgehen ließen. Die gesamte Nachkommenschaft von M. 11^u/₁₈ und der mit ihr gekreuzten andern Pflanzen hat hinsichtlich der Heterostylie die in nachfolgender Übersicht (Tabelle 1) enthaltenen Zahlenverhältnisse ergeben.

Tabelle 1.

	Zahl der Früchte	Zahl der Samen	Keimpflanzen	Vor der Blüte abgestorben	Noch nicht blühend	Zahl der blüh. Pflanzen	h ⁻	n ⁻	n ^e
M. 11 ^u ♀ × <i>P. hortensis</i> und <i>hirsuta</i> ♂.....	9	788	527	129	2	396	185	—	211
Fr. 4 ⁻ , 7 ⁻ , 10 ⁻ ♀ × M. 11 ^u ♂	4	230	147	37	—	110	67	—	43
Fr. 4 ⁻ , 7 ⁻ , 10 ⁻ ♀ × <i>P. hortensis</i> , <i>Auricula</i> , <i>hirsuta</i> ^u ♂	17	1577	676	309	2	365	—	177	188



a



b

Fig. 1.

Heterostylie der Gartenaurikel (*Pr. hortensis*), Fruchtfamilie M 11^u W 1 so/18

- a) Blüte des Stockes 50 h⁻ mit langem Griffel und hochstehenden Antheren.
b) Blüte des Stockes 77^v mit normal kurzem Griffel und hochstehenden Antheren.

Beide Blüten der Länge nach halbiert. $\frac{3}{2}$ nat. Gr.

Die Entstehung von h⁻-Pflanzen in der untersuchten Sippe von Gartenaurikeln muß, da sie ausschließlich aus den Verbindungen des Stockes M. 11^u als Samen- und Pollenpflanze hervorgegangen sind, durch die

besondere genotypische Konstitution von $M\ 11^{\circ}$ bedingt sein. Die verwendeten Langgriffel waren, wie die Resultate der Selbstbestäubungen und anderer legitimer Bestäubungen erwiesen, in Ausprägung und Vererbung ihres Androeceums und Gynaeceums normal rezessiv und homozygot. Sie übermittelten ihrer Nachkommenschaft die Fähigkeit zur Erzeugung langer Griffel und tiefstehender Antheren. Wenn nun bei der Kreuzung mit $M\ 11^{\circ}$ zwar Lang- und Kurzgriffel im normalen Verhältnis von 1:1 entstanden, aber gleichzeitig nicht nur alle Kurz-, sondern auch alle Langgriffel hochstehende Antheren hatten, so besagt dies offenbar





- a) daß $M\ 11^{\circ}$ hinsichtlich der Griffellänge offenbar heterozygot war, seine Gameten teils den Faktor für Lang-, teils denjenigen für Kurzgriffel führten und daher bei der Kreuzung mit normalen Langgriffeln lang- und kurzgrifflige Nachkommen gleich häufig entstehen mußten.
- b) daß $M\ 11^{\circ}$ aber hinsichtlich der Antherenstellung homozygot gewesen sein muß und durch seine Gameten ausschließlich die Fähigkeit zur Bildung hochstehender Antheren übertrug. Weil Hochstellung der Antheren über Tiefstellung dominiert, erhielten alle Nachkommen der F_1 -Generation, also auch die Langgriffel, hochstehende Antheren, sie wurden h^+ .

Griffellänge und Antherenstellung wurden hier also unabhängig voneinander vererbt und daraus war zu schließen, daß die Heterostylie nicht, wie bis anhin sicher zu stehen schien, auf einem Paar antagonistischer Faktoren, sondern zum mindesten auf zwei Genpaaren beruhen muß, von denen das eine die Ausbildung des Gynaeceums, das andere diejenige der Antheren mit all den bekannten morphologischen und physiologischen Eigentümlichkeiten bedingt. Eine neue Formulierung des Erbganges der Heterostylie hat von den nachfolgenden Voraussetzungen auszugehen:

- | | |
|--------------------------------|-------|
| A = kurzer Griffel, | |
| a = langer Griffel, | A > a |
| B = Hochstellung der Antheren, | |
| b = Tiefstellung der Antheren, | B > b |

Normale Langgriffel sind unter diesen Voraussetzungen aabb und erzeugen ausschließlich Gameten ab, homozygote Kurzgriffel AABB bilden ausschließlich Gameten AB. Aus der legitimen Kreuzung homozygoter Lang- und Kurzgriffel müssen ausschließlich heterozygote Kurzgriffel AaBb hervorgehen. Würden die Gene der beiden Paare sich frei

kombinieren, so müßten weiter die heterozygoten Kurzgriffel AaBb in gleicher Anzahl die Gameten AB, Ab, aB, ab erzeugen. Diese würden in legitimen Befruchtungen mit Gameten ab von Langgriffeln zur Bildung der Genotypen AaBb, Aabb, aaBb und aabb zusammentreten, die in der Erscheinungsform als n° , h° , h^{-} und n^{-} erschienen. Bei Selbstbefruchtung von AaBb-Kurzgriffeln müßten sich aus der Vereinigung der männlich und weiblich gleich häufigen Gameten AB, Ab, aB, ab die bekannten 16 Kombinationen ergeben, die neun verschiedenen Gen- und vier verschiedenen Phänotypen angehören:

4 AaBb	} $\frac{9}{16}$ phänotypisch „normale“ Kurzgriffel		$= n^{\circ}$
2 AABb			
2 AaBB			
1 AABB			
2 Aabb	} $\frac{3}{16}$ phänotypisch „homostyle“ Kurzgriffel		$= h^{\circ}$
1 AAbb			
2 aaBb	} $\frac{3}{16}$ phänotypisch „homostyle“ Langgriffel		$= h^{-}$
1 aaBB			
1 aabb	} $\frac{1}{16}$ phänotypisch „normale“ Langgriffel		$= n^{-}$

Nun spaltet aber in Wirklichkeit die Nachkommenschaft aus Befruchtungen zwischen homozygoten Langgriffeln aabb und heterozygoten Kurzgriffeln AaBb zu gleichen Teilen in die beiden Ausgangsformen (n^{-} und n°) auf und die Nachkommenschaft aus Selbstbestäubungen von Kurzgriffeln AaBb setzt sich im Verhältnis 1:3 aus Lang- und Kurzgriffeln zusammen.

Die Gene für die Merkmalspaare der Griffellängen und Antherenstellungen werden also nicht unabhängig voneinander übertragen, sondern vielmehr in zwei Kombinationen stark gekoppelt, derart, daß die dominanten Merkmale des kurzen Griffels und der hohen Antherenstellung zusammen, die rezessiven Merkmale des langen Griffels und der tiefen Stellung der Antheren kombiniert, in Erscheinung treten. Die Gene für die Ausprägung der Heterostyliemerkmale sind bei den heterozygoten Kurzgriffeln AaBb offenbar nicht auf zwei verschiedene Chromosomenpaare verteilt, sondern in einem Chromosomenpaar enthalten, wobei das eine Chromosom in starker Koppelung A und B, das andere ebenfalls stark gekoppelt a und b führt. Die Reduktionsteilungen leiten mit der Trennung der die Genpaare AB und ab führenden

Chromosomen die Entstehung der in übergroßer Mehrzahl auftretenden Gameten mit den Faktorenkombinationen AB und ab ein. Nur ausnahmsweise offenbar entstehen durch Crossing over zwischen den AB- und ab-Chromosomen vereinzelt Gameten Ab und aB. Jede dieser gelegentlich entstehenden Gameten Ab oder aB, die mit einer der häufigen Gameten AB oder ab zur Vereinigung kommt, gibt direkt einem h^- oder h^0 -Individuum den Ursprung, oder führt zur Bildung eines in einem der beiden Merkmalskomplexe der Heterostylie homozygoten Kurzgriffel AaBB oder AABb, der sodann in der nächsten Generation Individuen eines der beiden homostylen Typen entstehen läßt.

Als Kurzgriffel des Genotypus AaBB ist nun offenbar die Ausgangspflanze M. 11⁰ aufzufassen. In Antheren und Samenanlagen erzeugte sie zu gleichen Teilen die Gameten AB und aB und die vorgenommenen Bestäubungen mit normalen Langgriffeln haben zu den Kombinationen AaBb = n^0 und aaBb = h^- geführt. Die Nachkommenschaft aus den reziproken Bestäubungen von M. 11⁰ mit Langgriffeln muß sich also auf Grund der aufgestellten Arbeitshypothese zu gleichen Teilen aus normalen Kurzgriffeln und aus Langgriffeln mit hochstehenden Antheren, also h^- -Pflanzen, zusammensetzen, was dem empirischen Verhältnis auch durchaus entspricht. Aus der Selbstbestäubung der Blüten von M. 11⁰ müßten gemäß derselben Formel n^0 - und h^- -Griffel im Verhältnis von 3:1 hervorgehen. Die Kurzgriffel dieser Nachkommenschaft wären AABb und AaBB und die ganze Aufspaltung müßte im Verhältnis von

$$1 AABb : 2 AaBB : 1 aaBB$$

erfolgen.

Zur weiteren Prüfung der Richtigkeit der aus der Zusammensetzung der F₁-Nachkommenschaft von M. 11⁰ abgeleiteten Schlüsse zur Erklärung des Erbganges der Heterostylie, sind seit 1921 aus Selbstbestäubungen von n^0 - und h^- -F₁-Pflanzen, sowie aus den verschiedenen Kreuzungen der letztern mit normalen n^- - und n^0 -Griffeln, zahlreiche F₂-Nachkommenschaften gezogen worden. Bis 1924 waren erst einige hundert Pflanzen dieser F₂-Generationen zur Blüte gelangt, immerhin genügend, um schon in meiner ersten größeren Mitteilung (1925, S. 29) als Belege für die große Wahrscheinlichkeit der aufgestellten Hypothese angeführt werden zu können. Seither sind mehrere Tausend weiterer Pflanzen von F₂- und selbst von F₃-Generationen untersucht worden, deren wichtigste Aufschlüsse an dieser Stelle, wenn auch nur ganz

summarisch, mitgeteilt werden sollen. Ich fasse dieselben in vier Gruppen zusammen.

1. Die Nachkommenschaft von Kurzgriffeln aus legitimen Bestäubungen von und mit $M. 11^U$ verhält sich bei Selbst- und bei Fremdbestäubung durchaus wie diejenige von Kurzgriffeln aus andern Fruchtfamilien. Sie haben also, in Übereinstimmung mit der Theorie, die Formel $AaBb$. Kurzgriffel mit Homozygotie im Faktor B sind in der F_1 -Nachkommenschaft von $M. 11^U$ aus Bestäubungen mit Langgriffeln nicht vorhanden.

2. Über die Zusammensetzung der Nachkommenschaft von h^- -Pflanzen aus Selbstbestäubungen, sowie aus den reziproken Bestäubungen mit n^- - und n^U -Pflanzen gibt die nachfolgende Übersicht Aufschluß:

Tabelle 2
Nachkommenschaften von *P. hortensis* h^-

Nachkommen					Formeln der Eltern		Verhältnis					
Gesamtzahl	Phänotypus			theoretisch			empirisch					
	h ⁻	n ⁻	n ^u	h ⁻			n ⁻	n ^u	h ⁻	n ⁻	n ^u	
h ⁻ selbst bestäubt	199	153	43	3	aaBb	aaBb	3	1	—	3,075	0,864	0,060
h ⁻ ♀ × n ⁻ ♂	3	3	—	—	aaBb	aabb	1	1	—			
n ⁻ ♀ × h ⁻ ♂	499	270	227	2	aabb	aaBb	1	1	—	1,082	0,910	0,008
h ⁻ ♀ × n ^u ♂	1066	310	262	494	aaBb	AaBb	1	1	2	1,163	0,983	1,854
n ^u ♀ × h ⁻ ♂	1491	347	409	735	AaBb	aaBb	1	1	2	0,931	1,097	1,972

Aus obigen Zahlen geht einwandfrei hervor, daß die Nachkommenschaft aus Selbstbestäubungen von h^- -Pflanzen und ebenso diejenigen aus deren reziproken Kreuzungen mit normalen Lang- und Kurzgriffeln hinsichtlich der in jeder einzelnen Fruchtfamilie auftretenden Phänotypen durchaus den aufgestellten Formeln der Eltern und Gameten gerecht werden. Im Zahlenverhältnis der einzelnen Typen herrscht eine ebenso weitgehende Übereinstimmung mit den theoretisch zu erwartenden Verhältnissen wie in den Nachkommenschaften aus den gleichzeitig vorgenommenen illegitimen und legitimen Bestäubungen an normalen Lang- und Kurzgriffeln, deren Resultate in Tabelle 3 zusammengestellt sind.

Tabelle 3
Nachkommenschaften von *P. hortensis* n^- und n^v

	Nachkommen				Formeln der Eltern		Verhältnis					
	Gesamtzahl	Phänotypus					theoretisch			empirisch		
		h ⁻	n ⁻	n ^v	♀	♂	h ⁻	n ⁻	n ^v	h ⁻	n ⁻	n ^v
n ⁻ selbst bestäubt	11	—	11	—	aabb	aabb	—	1	—	—	1	—
n ^v selbst bestäubt	531	2	149	380	AaBb	AaBb	—	1	3	0,015	1,122	2,863
n ⁻ ♀ × n ^v ♂	515	—	250	265	aabb	AaBb	—	1	1	—	0,970	1,029
n ^v ♀ × n ⁻ ♂	551	2	260	289	AaBb	aabb	—	1	1	0,007	0,944	1,049

Von den insgesamt 4866 Pflanzen, welche in den Tabellen 2 und 3 aufgeführt sind, gehören 9 nicht den für die betreffenden Kreuzungen zu erwartenden Typen an. Sie sind zweifellos auf Versuchsfehler, verunreinigende nachträgliche Bestäubungen, zurückzuführen. Ich kann dies hier nur für einen Fall näher ausführen. In der Nachkommenschaft der h^- -Griffel aus Selbstbestäubungen sind neben 153 h^- und 43 n^- -Pflanzen auch 3 n^v -Pflanzen aufgeführt. Die in dieser Versuchsreihe verzeichneten 199 Pflanzen entstammen nicht weniger als 35 Fruchtfamilien. Von diesen führen 33 ausschließlich die verlangten h^- - und n^- -Griffel. Die Ausnahmen gehören nur 2 Fruchtfamilien an, von denen die eine neben 5 h^- , 2 n^- , auch einen n^v -Griffel lieferte, während die andere sogar nur aus 2 h^- - und 2 n^v -Pflanzen bestand. Die Versuchsprotokolle ergeben nun, daß an den beiden fraglichen h^- -Pflanzen, wie übrigens bei diesen Versuchen an den meisten andern Versuchspflanzen, außer den Selbstbestäubungen auch Bestäubungen nach dem Schema $h^- \text{♀} \times n^v \text{♂}$ vorgenommen worden sind. Bei oder nach diesen Bestäubungen sind nun offenbar minimale Mengen von n^v -Pollen auch auf einzelne selbstbestäubte Blüten gelangt. Bei der dichten Stellung der Blüten im Blütenstand wird mit solchen, übrigens relativ selten gebliebenen Versuchsfehlern gerechnet werden müssen, wenn an derselben Pflanze gleichzeitig, oder zu verschiedenen Malen nacheinander verschiedene Bestäubungen vorgenommen werden. Des weiteren ist zu erwähnen, daß der recht trockene Pollen dieser Primeln nur schwer auf der Narbe haftet und schon leichte Berührungen und Erschütterungen,

wie sie beim Wegtragen und Umstellen der bestäubten Pflanzen nicht zu vermeiden sind, genügen, um Bestäubungsfehler an benachbarten Blüten hervorzurufen. Auch die beiden n° -Griffel der Gesamtversuchsreihe $n^{-} \varphi \times h^{-} \delta$ von Tabelle 2 und die je zwei h^{-} -Griffel in den Serien n° selbst und $n^{\circ} \varphi \times n^{-} \delta$ in Tabelle 3 gehören nur einer oder zwei von vielen, sonst regelrecht aufspaltenden Fruchtfamilien an. In der beabsichtigten ausführlichen Arbeit sollen die hier nur summarisch aufgeführten Resultate der einzelnen Fruchtfamilien einzeln angegeben und durch Auszüge aus den Versuchsprotokollen die große Wahrscheinlichkeit der übrigens prozentual nur geringfügigen nachträglichen „Verunreinigung“ der Versuchsergebnisse belegt werden.

3. Aus der Selbstbestäubung der Blüten von M. 11^o müssen, die Richtigkeit der Erbformel AaBB vorausgesetzt, n° - und h^{-} -Griffel im Verhältnis von 3 : 1 hervorgegangen sein. Die n° -Griffel dieser Nachkommenschaft werden AaBB und AaBB sein und die ganze Nachkommenschaft im Verhältnis

$$1 \text{ AaBB} : 2 \text{ AaBB} : 1 \text{ aabb}$$

gebildet werden.

Leider gelang es, trotz vielfacher Bemühungen, nur die kleine Anzahl von 4 Nachkommen aus Selbstbestäubungen an M. 11^o bis zur Blüte zu bringen. Sämtliche vier Pflanzen waren Kurzgriffel, ein h^{-} -Griffel fehlte. Dagegen konnte gezeigt werden, daß unter diesen F₁-Kurzgriffeln wirklich AaBB- und AaBB-Typen vorhanden waren. Normale Langgriffel lieferten nämlich nach Bestäubung mit dem Pollen von zweien dieser Kurzgriffel eine gemäß nachfolgenden Schemata verschieden zusammengesetzte Nachkommenschaft:

Hypothetische Formel von M. 11^o: AaBB

Gameten: AB

aB

F₁-Generation : 1 AaBB : 2 AaBB : 1 aabb

F₂-Generation aus der Kreuzung normaler Langgriffel aabb mit

$$\left. \begin{array}{l} \text{AaBB} \\ \text{AaBB} \end{array} \right\} \text{ }^{\circ}\text{-Griffel}$$

1.) aabb (n^{-}) \times AaBB (n°)

ab AB
 $\swarrow \quad \searrow$
 AaBb = $\begin{array}{c} \text{||} \\ \text{O} \\ \text{|} \end{array}$

$$\begin{array}{c}
 2.) \text{ aabb } (n^-) \times \text{ AaBB } (n^u) \\
 \begin{array}{ccccccc}
 & \text{ab} & & \text{AB} & & & \\
 & & & \text{aB} & & || & |o| \\
 & & & & & & \\
 1 \text{ AaBb} : 1 \text{ aaBb} = 1 & \overset{\circ}{|} & : & 1 & |
 \end{array}
 \end{array}$$

Die zahlenmäßige Zusammensetzung der Nachkommenschaft der beiden als Pollenpflanzen verwendeten F_1 -Nachkommen von M. 11^u ist aus Tabelle 4 zu ersehen.

Tabelle 4

F_2 -Generation von M. 11^u aus der Kreuzung normaler Langgriffel aabb mit AABB } Kurzgriffeln der F_1 -Generation.
 Aa BB }

Bezeichnung der gekreuzten Versuchspflanzen	Aussaat No.	Zahl der Früchte	Zahl der ausgelegten Samen	Zahl der erhaltenen Keimlinge	Vor der Blütezeit abgestorben	Noch nicht blühend	Zahl der blühenden Pflanzen	Nachkommenschaft 1927			
								h ⁻	h ^u	n ⁻	n ^u
²³ /580 75 ⁻ (1-5) so/25 [× ²¹ /497 2 ^u ♂]	²⁸ /1023	5	376	359	34	144	181	110	—	—	71
²³ /580 102 ⁻ (1-5) so/25 [× ²¹ /497 1 ^u ♂]	²⁸ /1024	5	443	408	22	186	200	—	—	—	200

Der normale Langgriffel ²³/580 75⁻ lieferte nach Bestäubung mit dem Kurzgriffel ²¹/497 2^u eine aus h⁻- und n^u-Griffeln im Verhältnis von 110 : 73 zusammengesetzte Nachkommenschaft. Der Kurzgriffel ²¹/497 2^u verhielt sich also bei der Kreuzung mit n⁻ durchaus gleich wie M. 11^u selbst, es muß ihm also auch die gleiche Formel AaBB zukommen. Ganz anders die Nachkommenschaft des Langgriffels ²³/580 102⁻ nach Bestäubung mit dem Pollen des zweiten Kurzgriffels ²¹/497 1^u derselben Serie. 200 bis Ende August 1927 zur Blüte gekommene Pflanzen dieser Fruchtfamilie waren sämtlich Kurzgriffel. Die Erbformel von ²¹/497 1^u muß also AaBB gewesen sein. Der Genotypus der beiden weiteren Kurzgriffel der Fruchtfamilie ²¹/497 konnte leider wegen ungünstigem Ausfall der mit ihrem Pollen vorgenommenen Bestäubungen nicht bestimmt werden.

4. Genotypisch verschiedene Kurzgriffel wurden auch in der Nachkommenschaft aus der Kreuzung von F_1 $h^- \times n^0$ -Griffeln durch weitere Vererbungsanalyse festgestellt. Nach der Theorie sind in dieser Nachkommenschaft Kurzgriffel der Genotypen $AaBB$ und $AaBb$ neben h^- - und n^- -Griffeln, und zwar zu je ein Viertel zu erwarten. F_2 -Generationen aus der Bestäubung dieser h^- - und n^- -Pflanzen mit Pollen von Kurzgriffeln derselben Serie müssen also entsprechend dem nachfolgenden Schema ganz verschieden zusammengesetzt sein.

Die Nachkommenschaft aus der Kreuzung
von h^- -Griffeln ($aaBb$) und n^0 -Griffeln ($AaBb$).

P_1 -Generation	$aaBb$	\times	$AaBb$
Gameten	aB	\times	AB
	ab	\times	$a\bar{b}$

F_1 -Generation :	1 $AaBB$:	1 $AaBb$:	1 $aaBb$:	1 $aabb$
	 ○	 ○	○ 	○

F_2 -Generation aus der Kreuzung der h^- - und n^- -Griffel mit den beiden n^0 -Griffeltypen.

1. $aabb$	\times	$AaBB$		
ab	\times	$A\bar{B}$	$AaBb$	○
			=	○
				= 1 h^- : 1 n^0
		\times	$aaBb$	
$aaBb$	\times	$AaBB$		
aB	\times	$A\bar{B}$	$AaBB$	○
			=	= 1 h^- : 1 n^0
		\times	$aaBb$	
ab		aB	$AaBb$	○
			○	
			$aaBB$	
			○	
			$aaBb$	
2. $aabb$	\times	$AaBb$		
ab		$A\bar{B}$	$AaBb$	○
			=	○
		ab	$aabb$	
				= 1 n^- : 1 n^0

$$\begin{array}{rclcl}
 \text{aaBb} & \times & \text{AaBb} & & \begin{array}{c} \text{||} \\ \circ \\ | \end{array} \\
 \text{aB} & & \overline{\text{AB}} & = & \text{AaBB} \\
 & & & & \begin{array}{c} \circ \\ | \end{array} \\
 \text{ab} & & \text{ab} & = & \text{AaBb} \\
 & & & & \begin{array}{c} \circ \\ | \end{array} \\
 & & & & \begin{array}{c} | \circ | \\ | \end{array} = 1 \text{ h}^- : 1 \text{ n}^- : 2 \text{ n}^{\circ} \\
 & & & & \begin{array}{c} \text{aaBb} \\ | \\ \circ \end{array} \\
 & & & & \text{aabb}
 \end{array}$$

Normale Langgriffel aabb und h⁻-Griffel aaBb ergeben mit Kurzgriffeln AaBB in gleicher Anzahl h⁻- und n^o-Pflanzen. Die Nachkommen-schaft aus der Bestäubung der Langgriffel mit AaBb-Kurzgriffeln da-gegen muß in normale n⁻- und n^o-Griffel im Verhältnis von 1 : 1, die-jenige der h⁻-Griffel mit AaBb-Kurzgriffeln dagegen im Verhältnis 1 h⁻ : 1 n⁻ : 2 n^o spalten. Der Versuch wurde derart durchgeführt, daß aus derselben Fruchtfamilie (²³/₅₈₂) 10 Gruppen zu je ein h⁻-, n⁻- und n^o-Griffel zusammengestellt wurden. Die sämtlichen Blüten der h⁻- und n⁻-Pflanzen wurden nach sorgfältiger Isolierung und Kastration mit dem Pollen des Kurzgriffels derselben Gruppe bestäubt und an diesem selbst ausschließlich Selbst- und illegitime Fremdbestäubungen vorgenommen. Die Samen der sieben besten Versuchsserien wurden zur Keimung aus-gelegt.

Tabelle 5 zeigt nun, daß von sieben wahllos herausgegriffenen Kurzgriffeln der Fruchtfamilie ²³/₅₈₂ vier die Formel AaBB und drei AaBb haben mußten. Es entspricht also das Gesamtergebnat der Kreuzung von h⁻- und n^o-Pflanzen aus der F₁-Generation von M. 11^o durchaus der aufgestellten Formel.

Ausgangsmaterial für weitere große Serien von Untersuchungen zum Heterostylieproblem lieferte, wie schon 1925 mitgeteilt worden ist, eine Naturform, *P. viscosa* All. Im Oberengadin waren bei Muottas Muraigl (2520 m) nach langem Suchen in auf einander-folgenden Jahren eine größere Anzahl konstant als h⁻- und h^o-blühender Stöcke gefunden worden. Die Hoffnung, mit den h^o-Pflanzen dieses Materiales rasch die von Bateson und von v. Ubisch mit h^o-Griffeln von *P. sinensis* resp. *malacoides* ausgeführten Versuche wiederholen und ergänzen zu können, ging leider nicht in Erfüllung. Wohl wurden, was im Nachfolgenden noch anzuführen sein wird, im Laufe mehrerer Jahre eine große Anzahl von Bestäubungen vorgenommen.

Tabelle 5

Bestimmung des Genotypus der
[M 11^u w₁so/18 64 h⁻ ♀ ×

Nr. des Versuchs	Bezeichnung der Versuchspflanzen und der vorgenommenen Bestäubung				Nr. der Aussaat
1.	²³ /582 80 ⁻	(1-4)so/25 × ²³ /582	4 ^u		²⁶ /1138
	²³ /582 73h ⁻	(1-2)so/25 × ²³ /582	4 ^u		²⁶ /1137
	²³ /582 4 ^u	(1-15)w ₀ /25			
2.	²³ /582 18 ⁻	S (1-5)so/25 × ²³ /582	14 ^u		²⁶ /1128
	²³ /582 22h ⁻	S (1-3)so/25 × ²³ /582	14 ^u		²⁶ /1127
	²³ /582 14 ^u	(1-3)w ₁ /25 (1-3)w ₁ /25f			
3.	²³ /582 63 ⁻	(1-6)so/25 × ²³ /582	68 ^u		²⁶ /1135
	²³ /582 78h ⁻	(1-5)so/25 × ²³ /582	68 ^u		²⁶ /1134
	²³ /582 68 ^u	(1-4)w ₀ /25 (1-2)w ₁ /25			²⁶ /1136
4.	²³ /582 39 ⁻	(1-5)so/25 × ²³ /582	83 ^u		²⁶ /1130
	²³ /582 29h ⁻	(1-3)so/25 × ²³ /582	83 ^u		²⁶ /1129
	²³ /582 83 ^u	(1-6)w ₀ /25			²⁶ /1131
5.	²³ /582 49 ⁻	(1-5)so/25 × ²³ /582	85 ^u		²⁶ /1133
	²³ /582 54h ⁻	(1-4)so/25 × ²³ /582	85 ^u		²⁶ /1132
	²³ /582 85 ^u	(1-7)w ₁ /25 1 w ₁ /25			
6.	²³ /582 123 ⁻	(1-7)so/25 × ²³ /582	102 ^u		²⁶ /1142
	²³ /582 122h ⁻	(1-7)so/25 × ²³ /582	102 ^u		²⁶ /1141
	²³ /582 102 ^u	1 w ₀ /25			²⁶ /1143
7.	²³ /582 119 ⁻	(1-5)so/25 × ²³ /582	120 ^u		²⁶ /1140
	²³ /582 104h ⁻	(1-4)so/25 × ²³ /582	120 ^u		²⁶ /1139
	²³ /582 120 ^u	(1-5)w ^u /25			

Tabelle 5

Kurzgriffel der Fruchtfamilie ²³/582Fr 10- S₁S₅/18 10^u]

Zahl der Früchte	Zahl der ausgelegten Samen	Zahl der erhaltenen Keimlinge	Zahl der vor der Blütezeit abgestorbenen Pflanzen	Zahl der bis August 1927 nicht zur Blüte gekommenen Pflanzen	Zahl der zur Blüte gekommenen Pflanzen	Zusammensetzung der blühenden Nachkommenschaft		
						h ⁻	n ⁻	n ^u
4	488	440	307	66	67	—	44	23
2	219	157	118	23	16	2	2	12
—	—	—	—	—	—	—	—	—
5	494	470	236	64	170	95	—	75
3	506	453	205	135	113	65	—	48
—	—	—	—	—	—	—	—	—
6	549	493	347	116	30	13	—	17
5	465	405	376	23	6	5	—	1
4	177	71	60	8	3	2	—	1
2	162	—	—	—	—	—	—	—
5	347	91	75	16	—	—	—	—
3	405	302	233	62	7	1	2	4
6	494	360	339	21	—	—	—	—
5	500	456	334	91	31	—	21	10
4	497	375	226	99	50	19	13	18
—	—	—	—	—	—	—	—	—
1	43	—	—	—	—	—	—	—
7	396	299	157	79	63	39	—	24
7	403	320	197	78	45	25	—	20
1	55	12	9	3	—	—	—	—
5	493	420	310	42	68	43	—	25
4	411	368	236	56	76	42	—	34

die Versuche blieben aber hinsichtlich der genetischen Analyse des Materials infolge unüberwindlicher Schwierigkeiten in der Aufzucht der Keimpflanzen fast völlig resultatlos. Die Feststellung der Möglichkeit erfolgreicher Kreuzungen zwischen *P. hortensis* und *P. viscosa* und geringerer



Fig. 2

Heterostylie bei *Pr. viscosa* All.

a und a₁) langgriffliche Blüten mit Extremen der Griffellänge und Narbenstellung. In a Narbe im Kronschlund, in a₁ Narbe einige mm vertieft. b) und b₁) kurzgriffliche Blüten mit extremen Antherenstellungen, bei b Antheren im Kronschlund, bei b₁ einige mm in die Kronröhre versenkt. c) langgriffliche Blüte mit hochstehenden Antheren (homostyler h⁻-Griffel). d) kurzgriffliche Blüte mit tiefstehenden Antheren (homostyler h^u-Griffel). Vergr. 3/2

Schwierigkeiten bei der Aufzucht dieser Bastarde wies einen Umweg zum angestrebten Ziel. Seit 1925 sind in Muottas Muraigl und in Zürich die Kreuzungskombinationen zwischen h⁻-, n⁻- und n^u-Pflanzen von *P. hortensis* und den h⁻-, h^u-, n⁻- und n^u-Pflanzen der *P. viscosa* — unter Überwindung der aus der verschiedenen Blütezeit sich ergebenden

Schwierigkeiten — mit ziemlichem Erfolg durchgeführt worden. Immerhin brachte die Notwendigkeit dieses Umweges einen Zeitverlust von drei Jahren mit sich, so daß zur Zeit die Auszählungen an diesem Bastardmaterial noch nicht umfangreicher sind als 1924 diejenigen an *P. hortensis*. Ein wertvolles Resultat allerdings ist in diesen Versuchsserien, die in Tabelle 6 (s. S. 652 u. 653) zusammengestellt sind, bereits gesichert.

Aus der Kreuzung von *P. hortensis* $h^- \times P. viscosa$ h^0 ist u. a. eine Fruchtfamilie erhalten worden, von der bereits 10 Pflanzen zur Blüte gelangt sind. Sie enthält alle vier theoretisch zu erwartenden Phänotypen und setzt sich aus 3 h^- , 2 n^- , 3 n^0 und 2 h^0 -Griffeln zusammen. Dem an dieser Kreuzung als Pollenpflanze beteiligten h^0 -Griffel muß die Formel Aabb zugekommen sein. Ob in der Gesamtzahl von 7 h^0 -Griffeln des Ausgangsmaterials, von denen 1925 bis 1927 jeder mit einer bestimmten Gruppe von *P. hortensis* fortgepflanzt worden ist, auch der Genotypus Aabb enthalten ist, werden die Ergebnisse der nächsten Jahre erweisen. Schon jetzt aber dürften die mitgeteilten Resultate dieser Kreuzungsversuche wesentlich dazu beitragen, die Annahmen einer mindestens bifaktoriellen Vererbung der Heterostylie, einer starken Faktorenkoppelung und eines gelegentlichen Crossing over bei der Gametenbildung zu stützen.

Die Resultate der neuen Untersuchungen über den Erbgang der Heterostylie berechtigen, wie mir scheint, zu Erörterungen und neuen Fragestellungen nach drei verschiedenen Richtungen. Zunächst sind sie wohl in vererbungstheoretischer Hinsicht von einiger Bedeutung. In einer besonderen kleinen Studie (vergl. A. Ernst, 1925 b) ist bereits versucht worden, sie in ihren Beziehungen zu den Fragen der Vererbung von Organisationsmerkmalen und der Vererbung des Geschlechtes auszuwerten. Ich möchte auf diese theoretischen Erörterungen hier nicht zurückkommen, und zu einer ebenfalls nur summarischen Darlegung der neueren Untersuchungsergebnisse zur Fertilitätsfrage übergehen.

II. Die Bedeutung der h^- - und h^0 -Formen von *Primula* für das Fertilitätsproblem.

Für die europäischen Primeln besteht, wie für die anderen Heterostylen, noch immer Darwins Satz zurecht, daß legitime Bestäubungen zwischen verschiedengriffeligen Individuen am erfolgreichsten sind, höhere Frucht- und Samenzahlen ergeben als illegitime Fremd- und Selbstbestäubungen. Immerhin setzen auch diese — bei den von mir unter-

Tabelle 6

Nachkommenschaften aus Kreuzungen von

	Gesamt- zahl	Nachkommen			
		Phänotypus			
		h ⁻	n ⁻	n ⁰	h ⁰
<i>hortensis</i> h ⁻ ♀ × <i>viscosa</i> n ⁰ ♂	57	21	9	27	—
<i>hortensis</i> h ⁻ ♀ × <i>viscosa</i> h ⁻ ♂	5	5	—	—	—
<i>hortensis</i> h ⁻ ♀ × <i>viscosa</i> n ⁻ ♂	1	1	—	—	—
<i>hortensis</i> h ⁻ ♀ × <i>viscosa</i> h ⁰ ♂	10	3	2	3	2
<i>hortensis</i> n ⁻ ♀ × <i>viscosa</i> n ⁰ ♂	25	—	16	9	—
<i>hortensis</i> n ⁰ ♀ × <i>viscosa</i> n ⁻ ♂	10	—	8	2	—

suchten Spezies der *Auriculastrum*-Gruppe sind in dieser Hinsicht bedeutende Unterschiede vorhanden — wohl mehr als bisher angenommen worden ist, ziemlich gut Frucht an. Für „gleichgriffelige“ Primeln haben wiederum schon Darwin und Scott leicht erfolgenden Fruchtsatz und reichliche Samenbildung festgestellt. Nach meinen eigenen Untersuchungen stehen bei *P. hortensis* wie auch bei *P. viscosa* die h⁻- und h⁰-Typen bei Selbstbestäubung hinsichtlich Fruchtsatz und Samenbildung hinter den legitimen Bestäubungen zwischen n⁻- und n⁰-Griffeln zurück, sind aber bedeutend selbstfertiler als die normalen Lang- und Kurzgriffel. Übereinstimmende Resultate sind auch bei der Kreuzung von *P. hortensis* × *P. viscosa* und an den Bastarden aus dieser Kreuzung erhalten worden. In allen vier Versuchsgruppen sind die h⁻-Pflanzen selbstfertiler als die n⁻-, die h⁰- als die n⁰-Pflanzen. Von den vier Phänotypen von *P. viscosa* z. B. haben (vergl. Tabelle 7) die h⁰-Pflanzen gemessen am Fruchtsatz den höchsten (81 % Früchte), die n⁻-Pflanzen mit 18 % samenhaltiger Früchte den geringsten Grad der Selbstfertilität.

Von ganz besonderem Interesse sind für die Beurteilung der Fertilitätsfragen die Ergebnisse der Kreuzungen von h⁻- und h⁰-Pflanzen mit normal lang- und kurzgriffeligen Formen. Sie ergeben zusammen mit den Resultaten der Selbstbestäubungen und den illegitimen Bestäubungen an sämtlichen vier Phänotypen, daß Fertilität und Sterilität dieser Primeln nicht ausschließlich und nicht in erster Linie vom Eintreten oder Ausbleiben der Fremdbestäu-

Tabelle 6

P. hortensis h^{-} , n^{-} und n° \times *P. viscosa* h^{-} , n° , n^{-} und h° .

Formeln der Eltern		Verhältnis							
		theoretisch				empirisch			
♀	♂	h^{-}	n^{-}	n°	h°	h^{-}	n^{-}	n°	h°
aaBb	AaBb	1	1	2	—				
aaBb	aaBb	3	1	—	—				
aaBb	aabb	1	1	—	—				
aaBb	Aabb	1	1	1	1				
aabb	AaBb	—	1	1	—				
AaBb	aabb	—	1	1	—				

Tabelle 7

Die Selbstfertilität der n^{-} , n° , h^{-} und h° -Griffel
von *P. viscosa*

	Zahl der Pflanzen	Zahl der Bestäu- bungen	Zahl der samen- haltigen Früchte	Zahl der Samen	Samen- Durchschnitt	
					pro samen- haltige Frucht	pro Be- stäu- bung
lang ♀ frei bestäubt			20	1182	59	
kurz ♀ frei bestäubt			20	1176	59	
normal $^{-}$ selbstbestäubt	8	40	7	417	60	10
hom. $^{-}$ selbstbestäubt	22	106	77	2009	26	19
normal $^{\circ}$ selbstbestäubt	7	46	21	493	23	11
hom. $^{\circ}$ selbstbestäubt	21	54	44	1869	42	35

bung bedingt werden. Besonders frappant sind die Ergebnisse der Kombinationen

n^{-} ♀ \times h^{-} ♂ und h^{-} ♀ \times n^{-} ♂
 h^{-} ♀ \times n° ♂ „ n° ♀ \times h^{-} ♂
 h° ♀ \times n^{-} ♂ „ n^{-} ♀ \times h° ♂
 n° ♀ \times h° ♂ „ h° ♀ \times n° ♂

Tabelle 8

Pr.

Kombinationen der Bestäubung zwischen

Jahr	Zahl der Pflanzen	Zahl der Bestäubungen	Zahl der samenhaltigen Früchte	Zahl der Samen	Samen- durch- schnitt
Jahr	Zahl der Pflanzen	Zahl der Bestäubungen	Zahl der samenhaltigen Früchte	Zahl der Samen	Samen- durch- schnitt
$h^u \text{♀} \times h^u \text{♂}$					
$n^u \text{♀} \times h^u \text{♂}$					
$h^- \text{♀} \times h^u \text{♂}$					
$n^- \text{♀} \times h^u \text{♂}$					
'22	10	30	24	964	32
'23	10	36	22	1422	40
'24	7	22	11	351	16
	27	88	57	2737	31
$h^- \text{♀} \times n^u \text{♂}$					
'22	9	19	14	1201	
'23	6	14	9	725	
'24	3	8	6	366	
	18	41	29	2292	56
$n^- \text{♀} \times n^u \text{♂}$					
'22	3	27	27	2581	96
'23	4	11	10	751	68
'24	2	4	4	396	99
	9	42	41	3781	89

Tabelle 8

hortensis n^- -, n^0 - und h^- -Griffeln (1922—1924)

Jahr	Zahl der Pflanzen	Zahl der Bestäubungen	Zahl der samenhaltigen Früchte	Zahl der Samen	pro samenhaltige Frucht	Samen-durchschnitt	pro Bestäubung
$h^0 \text{ } \varnothing \times h^- \text{ } \sigma$							
'22	8	27	24	1806			
'23	6	20	16	1535			
'24	1	4	2	107			
	15	51	42	3448	82	68	
$h^- \text{ } \varnothing \times h^- \text{ } \sigma$							
'22	12	39	19	856			
'23	10	32	21	584			
'24	7	28	8	343			
	29	99	48	1783	37	18	
$n^- \text{ } \varnothing \times h^- \text{ } \sigma$							
'22	2	14	10	505	50	36	
'23	3	19	11	505	46	27	
'24	2	12	5	237	48	20	
	7	45	26	1247	48	28	
Jahr	Zahl der Pflanzen	Zahl der Bestäubungen	Zahl der samenhaltigen Früchte	Zahl der Samen	pro samenhaltige Frucht	Samen-durchschnitt	pro Bestäubung
$h^0 \text{ } \varnothing \times n^- \text{ } \sigma$							
'22	3	6	4	256	64	43	
'23	4	14	12	1142	95	82	
'24	4	15	12	1181	98	79	
	11	35	28	2579	92	74	
$h^- \text{ } \varnothing \times n^- \text{ } \sigma$							
'22	4	11	1	4	4	0,4	
'23	4	6	1	4	4	0,7	
'24	4	14	—	—	—	—	
	12	31	2	8	4	0,3	
$n^- \text{ } \varnothing \times n^- \text{ } \sigma$							
'22	5	13	—	—	—	—	
'23	7	39	2	18	—	—	
'24	5	19	—	—	—	—	
	17	71	2	18	9	0,3	

In jedem einzelnen dieser vier Paare reziproker Kreuzungen steht links die Kombination mit gleich hoch liegenden, rechts diejenige mit verschieden hoch liegenden Narben und Antheren. Die ersteren haben hohe, die letzteren geringe Fertilität zur Folge. Aus den Resultaten dieser Kreuzungs- und Befruchtungsversuche wurde der Satz abgeleitet, daß maßgebend für den Erfolg der Bestäubung in erster Linie nicht die Kreuzung zwischen Individuen verschiedengrifflicher Rassen, sondern die Stellung der Organe innerhalb der Blüten sei. Bestäubung zwischen gleichhochstehenden Organen ermöglicht ganz allgemein hohe Fertilität, während Bestäubungen zwischen Organen auf verschiedenen Höhenlagen eine bedeutend geschwächte Frucht- und Samenbildung zur Folge haben. Bezeichnet man in Erweiterung des bisherigen Legitimitätsbegriffes alle Bestäubungen zwischen gleichhochstehenden Organen als legitim, diejenigen zwischen Organen ungleicher Höhenlagen als illegitim, so wird verständlich, daß die Selbstbestäubungen von h^- - und h^0 -Typen als legitime Bestäubungen fertiler als die illegitimen Selbstbestäubungen von n^- und n^0 sein müssen. Weiter geht aus den schon 1925 mitgeteilten Resultaten hervor, daß illegitime Fremdbestäubungen fertiler sind als Selbstbestäubungen. Der höchste Grad der Fertilität wird durch legitime Fremdbestäubung erreicht, sowohl bei n^- und n^0 , wie auch bei h^- und h^0 -Typen.

Die 1925 publizierten experimentellen Daten vermochten diese Sätze noch nicht mit aller Sicherheit zu stützen. Ihre Richtigkeit ist infolge dessen von F. Laibach (vergl. 1927, S. 60) angezweifelt worden, der aus jenen Resultaten herauslesen möchte, „daß der Grad der Fertilität in erster Linie davon abhängt, ob Lang- oder Kurzgriffel miteinander gekreuzt werden, daß deren Griffel und Pollen am besten wechselseitig aneinander angepaßt sind und daß die Veränderungen, die beim Homostylwerden entstehen, nicht ausreichen, um ihre wechselseitige Anpassung wesentlich zu stören.“ Die von 1924 bis 1927 ausgeführten weiteren Kreuzungs- und Bestäubungsversuche dürften meine früher geäußerte Auffassung als durchaus berechtigt erweisen. Ich muß leider wieder darauf verzichten, an dieser Stelle das gesamte neue Material anzuführen und zu diskutieren. Verglichen seien im Nachfolgenden nur die bis 1924 erhaltenen Resultate der neun verschiedenen Bestäubungskombinationen an *P. hortensis* mit den neueren Resultaten der 16 möglichen Kombinationen der n^- , n^0 , h^- und h^0 -Griffel von *P. viscosa*. In Tabelle 8 dieser Mitteilung sind die in den Tabellen 8—9 und 11—12 der Publikation von 1925 enthaltenen Bestäubungsergebnisse in anderer Grup-

pierung zusammengestellt. Auf die Erweiterung der Liste durch Anführung der seitherigen Untersuchungsergebnisse an *P. hortensis* mußte im Interesse der Kürze verzichtet werden. Die Auswertung des obigen Zahlenmaterials kann ersichtlich verschieden geschehen und zu verschiedenen Deutungen Anlaß geben. Es würde zu weit führen, die einzelnen Zahlen hier eingehend vergleichen und diskutieren zu wollen und ich beschränke mich auf einige Bemerkungen, die sich aus der hier ebenfalls nicht einläßlich zu begründenden Wahl der mittleren Samenzahl samenhaltiger Früchte als des einfachsten Vergleichswertes für die Fertilität der einzelnen Kombinationen ergeben. Diese Vergleichszahlen sind für die drei Paar reziproker Kreuzungen und die Selbstbestäubungen der drei Phänotypen:

Samen pro Frucht		Samen pro Frucht
92	$n^{\circ} \text{♀} \times n^{-} \text{♂}$ leg. und $n^{-} \text{♀} \times n^{\circ} \text{♂}$ leg.	91
79	$h^{-} \text{♀} \times n^{\circ} \text{♂}$ leg. und $n^{\circ} \text{♀} \times h^{-} \text{♂}$ illeg.	82
48	$n^{-} \text{♀} \times h^{-} \text{♂}$ leg. und $h^{-} \text{♀} \times n^{-} \text{♂}$ illeg.	4
48	$n^{\circ} \text{♀} \times n^{\circ} \text{♂}$ illeg. u. selbst	
37	$h^{-} \text{♀} \times h^{-} \text{♂}$ leg. u. selbst	
9	$n^{-} \text{♀} \times n^{-} \text{♂}$ illeg. u. selbst	

Eine Entscheidung über die ausschlaggebendere Bedeutung der gleichhohen Organstellung oder der verschiedenen Griffellänge für die Fertilität ist auf Grund dieser Zahlen ersichtlich unmöglich. Von den für die Entscheidung maßgebenden beiden Paaren reziproker Kreuzungen zeigt das eine in der illegitimen Bestäubung eine wesentlich verminderte, das andere aber eine durchaus normale Fertilität. Für die Möglichkeit eines hohen Fertilitätsgrades von Bestäubungen zwischen Typen gleicher Griffellänge sprechen dagegen die Resultate der beiden Bestäubungen $n^{-} \text{♀} \times h^{-} \text{♂}$ und $h^{-} \text{♀} \times h^{-} \text{♂}$, die legitim nur im weiteren Sinne (Bestäubung zwischen gleichhochstehenden Organen) sind, dagegen illegitim, sofern man mit Laibach an der verschiedenen Griffellänge als wesentlichstem Kriterium der Legitimität festhalten will.

Viel weitergehende Aufschlüsse vermögen nunmehr die Resultate der von 1924—1927 vorgenommenen Bestäubungen an *P. viscosa* zu geben, da von den 16 überhaupt möglichen Kombinationen der vier Phänotypen nur zwei Kombinationen in nicht genügender Anzahl zur Ausführung gelangen konnten.

Aus dem Zahlenmaterial der Tabelle 9 auf S. 658 u. 659, welche auf kleinem Raum das Resultat äußerst ausgedehnter und mühsamer Unter-

Die 16 Kombinationen bei der künstlichen Bestäubung

Jahr	Zahl der Pflanzen	Zahl der Bestäubungen	Zahl der samenhaltigen Früchte	Zahl der Samen	Samen-durchschnitt	
					pro samen-haltige Frucht	pro Bestäubung
'24	—	—	—	—	—	—
'25	6	26	13	162	12	6
'26	4	41	7	110	16	3
'27	2	4	—	—	—	—
	12	71	20	272	14	4
$h^u \text{♀} \times h^u \text{♂}$						
'24	—	—	—	—	—	—
'25	6	26	13	162	12	6
'26	4	41	7	110	16	3
'27	2	4	—	—	—	—
	12	71	20	272	14	4
$n^u \text{♀} \times h^u \text{♂}$						
'24	—	—	—	—	—	—
'25	5	117	14	519	37	4
'26	1	4	—	—	—	—
'27	3	12	4	291	73	24
	9	133	18	810	45	6
$h^- \text{♀} \times h^u \text{♂}$						
'24	—	—	—	—	—	—
'25	2	9	6	157	26	17
'26	5	9	—	—	—	—
'27	7	24	1	28	28	1
	14	42	7	185	26	4
$n^- \text{♀} \times h^u \text{♂}$						
'24	—	—	—	—	—	—
'25	5	75	37	1480	40	20
'26	—	—	—	—	—	—
'27	2	5	—	—	—	—
	7	80	37	1480	40	19
$h^u \text{♀} \times n^u \text{♂}$						
'24	—	—	—	—	—	—
'25	—	—	—	—	—	—
'26	—	—	—	—	—	—
'27	1	1	—	—	—	—
	1	1	—	—	—	—
$n^u \text{♀} \times n^u \text{♂}$						
'24	1	9	3	33	11	4
'25	18	225	69	866	13	4
'26	2	11	4	16	4	1
'27	4	11	—	—	—	—
	25	256	76	915	12	4
$h^- \text{♀} \times n^u \text{♂}$						
'24	3	14	2	30	15	2
'25	2	2	1	9	9	5
'26	—	—	—	—	—	—
'27	5	12	—	—	—	—
	10	28	3	39	13	1
$n^- \text{♀} \times n^u \text{♂}$						
'24	—	—	—	—	—	—
'25	9	94	50	2108	42	22
'26	4	27	21	868	41	32
'27	2	31	10	375	37	12
	15	152	81	3351	41	22

9

von *P. viscosa* h^c , n^u , h^- und n^-

Jahr	Zahl der Pflanzen	Zahl der Bestäubungen	Zahl der samenhaltigen Früchte	Zahl der Samen	Samen-durchschnitt	
					pro samenhaltige Frucht	pro Bestäubung
'24	—	—	—	—	—	—
'25	5	18	2	13	7	1
'26	2	8	—	—	—	—
'27	—	—	—	—	—	—
	7	26	2	13	7	0,5

$h^u \text{♀} \times h^- \text{♂}$						
'24	—	—	—	—	—	—
'25	5	18	2	13	7	1
'26	2	8	—	—	—	—
'27	—	—	—	—	—	—
	7	26	2	13	7	0,5

$n^u \text{♀} \times h^- \text{♂}$						
'24	1	3	—	—	—	—
'25	3	51	4	7	2	0
'26	—	—	—	—	—	—
'27	—	—	—	—	—	—
	4	54	4	7	2	0,1

$h^- \text{♀} \times h^- \text{♂}$						
'24	5	20	16	454	28	23
'25	11	136	76	2022	27	15
'26	10	83	56	1190	21	14
'27	15	40	5	172	34	4
	41	279	153	3838	25	14

$n^- \text{♀} \times h^- \text{♂}$						
'24	1	2	1	39	39	20
'25	6	134	43	1553	36	12
'26	3	32	23	1286	56	40
'27	—	—	—	—	—	—
	10	168	67	2878	43	17

$h^u \text{♀} \times n^- \text{♂}$						
'24	—	—	—	—	—	—
'25	1	5	4	152	38	30
'26	—	—	—	—	—	—
'27	—	—	—	—	—	—
	1	5	4	152	38	30

$n^u \text{♀} \times n^- \text{♂}$						
'24	—	—	—	—	—	—
'25	8	63	41	1586	39	25
'26	1	5	4	130	32	26
'27	3	20	—	—	—	—
	12	88	45	1716	38	20

$h^- \text{♀} \times n^- \text{♂}$						
'24	2	3	—	—	—	—
'25	—	—	—	—	—	—
'26	—	—	—	—	—	—
'27	3	10	—	—	—	—
	5	13	—	—	—	—

$n^- \text{♀} \times n^- \text{♂}$						
'24	1	6	—	—	—	—
'25	11	175	24	387	16	2
'26	4	57	34	822	24	14
'27	—	—	—	—	—	—
	16	238	58	1209	21	5

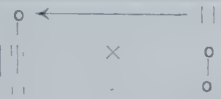










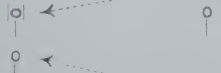




suchungen wiedergibt, können hier wiederum zur Vergleichung nur die mittleren Samenzahlen der samenhaltigen Früchte herausgegriffen werden. Nachstehend sind diese Angaben für die vier Selbstbestäubungen

Samen pro Frucht	<i>P. viscosa</i>		Samen pro Frucht
38	$n^{\circ} \text{♀} \times n^{-} \text{♂}$ leg. und	$n^{-} \text{♀} \times n^{\circ} \text{♂}$ leg.	41
45	$n^{\circ} \text{♀} \times h^{\circ} \text{♂}$ leg. und	$h^{\circ} \text{♀} \times n^{\circ} \text{♂}$ illeg.	—
43	$n^{-} \text{♀} \times h^{-} \text{♂}$ leg. und	$h^{-} \text{♀} \times n^{-} \text{♂}$ illeg.	—
38	$h^{\circ} \text{♀} \times n^{-} \text{♂}$ leg. und	$n^{-} \text{♀} \times h^{\circ} \text{♂}$ illeg.	40
26	$h^{-} \text{♀} \times h^{\circ} \text{♂}$ illeg. und	$h^{\circ} \text{♀} \times h^{-} \text{♂}$ illeg.	7
25	$h^{-} \text{♀} \times h^{-} \text{♂}$ leg.		
13	$h^{-} \text{♀} \times n^{\circ} \text{♂}$ leg. und	$n^{\circ} \text{♀} \times h^{-} \text{♂}$ illeg.	2
21	$n^{-} \text{♀} \times n^{-} \text{♂}$ illeg.		
14	$h^{\circ} \text{♀} \times h^{\circ} \text{♂}$ leg.		
12	$n^{\circ} \text{♀} \times n^{\circ} \text{♂}$ illeg.		

und die sechs Paare reziproker Kreuzungen zusammengestellt. Von diesen sind die Kreuzungen zwischen n^{-} und n° beide legitim, diejenigen zwischen h^{-} und h° beide illegitim. Die vier weiteren Kreuzungspaare umfassen die Bestäubungen zwischen h^{-} mit n^{-} und n° und zwischen h° mit n^{-} und n° . In diesen vier Paaren ist je eine Kombination nach der Stellung der Geschlechtsorgane legitim, die andere illegitim. In drei dieser Kreuzungspaare ist nun die mittlere Samenzahl aus der legitimen Bestäubung bedeutend größer als bei der illegitimen reziproken Kreuzung, im vierten Paar dagegen ist die Fertilität beider Kreuzungen ungefähr gleich. Von entscheidendem Wert sind wohl die Resultate der Paarkreuzungen von $h^{\circ} \times n^{\circ}$ und von $h^{-} \times n^{-}$, also zwischen je zwei Phänotypen mit gleicher Griffellänge. Hier erweisen sich nun die beiden legitimen Kreuzungen $n^{\circ} \text{♀} \times h^{\circ} \text{♂}$ und $n^{-} \text{♀} \times h^{-} \text{♂}$ ebenso fertil wie die legitimen Kreuzungen von n^{-} und n° , während die beiden reziproken Kreuzungen vollständig resultatlos geblieben sind.

Etwas weniger umfangreiche Versuche sind auch mit Kreuzbestäubungen zwischen *P. hortensis* und *P. viscosa* sowie an den Bastarden *P. (hortensis \times viscosa)* durchgeführt worden. Aus Rücksicht auf den zur Verfügung stehenden Raum muß hier auf die Wiedergabe der beiden Übersichten verzichtet werden. Dagegen sind in der Zusammenstellung von Tabelle 10 die Ergebnisse aller Bestäubungsversuche, die an *P. hortensis*, *viscosa*, bei den Kreuzbestäubungen zwischen *P. hortensis* und *viscosa* und an den Bastarden *P. (hortensis \times viscosa)* ausgeführt

Tabelle 10
Bestäubungskombinationen und Samenzahl

Kombination	Phänotypen	<i>P.</i> <i>hortensis</i>	<i>P.</i> <i>hortensis</i> ♀ × <i>P. viscosa</i> ♂	<i>P.</i> <i>viscosa</i>	<i>P. (hort. × viscosa)</i>
$n^- ♀ \times n^u ♂$		91	96	41	9,5
$n^u ♀ \times n^- ♂$		92	75	38	9,3
$n^- ♀ \times h^- ♂$		48	81	43	8,1
$h^- ♀ \times n^u ♂$		79	77	13	8,4
$h^- ♀ \times h^- ♂$		37	56	25	13,0
$n^u ♀ \times h^u ♂$		—	31	45	3,6
$h^u ♀ \times n^- ♂$		—	—	38	—
$h^u ♀ \times h^u ♂$		—	—	14	—
$h^- ♀ \times n^- ♂$		4	0	0	0
$n^u ♀ \times h^- ♂$		82	2	2	7,8
$n^- ♀ \times n^- ♂$		9	5	21	3,0
$h^u ♀ \times n^u ♂$		—	—	0	—
$n^- ♀ \times h^u ♂$		—	38	40	12,7
$n^u ♀ \times n^u ♂$		48	7	12	4,7
$h^- ♀ \times h^u ♂$		—	54	26	5,7
$h^u ♀ \times h^- ♂$		—	—	7	—

worden sind, aufgeführt und nach legitimen und illegitimen Bestäubungen geordnet. Durch ausgezogene horizontale Pfeile sind die legitimen, d. h. also zwischen gleichhochstehenden Organen vorgenommenen Bestäubungen, durch die punktierten Pfeile die illegitimen Bestäubungen zwischen verschiedenen hoch gestellten Organen dargestellt.

Als Maß der Fertilität ist wieder die mittlere Samenzahl der samenhaltigen Früchte gewählt. Die Übersicht zeigt, daß in den vier Pflanzengruppen von 64 möglichen Kombinationen 49 zur Ausführung gelangt sind. Davon entfallen 25 auf die acht legitimen Bestäubungen: 20 derselben verzeichnen Samenzahlen, die über, 5 dagegen solche, die unter dem Mittelwert der betreffenden Pflanzengruppe liegen. Dagegen sind von den 24 Werten, die auf illegitime Kombinationen entfallen, 17 unter und 7 über dem mittleren Wert ihrer Gruppe. Von den 49 durchgeführten Kombinationen sprechen somit 37 für die größere Fertilität der Bestäubungen zwischen gleichhochliegenden Organen, 12 Resultate dagegen. Nimmt man anderseits an, daß auch in den Bestäubungskombinationen mit h^- - und h^0 -Formen die Fertilität der Kreuzung in erster Linie von der Ungleichgrifflichkeit der verwendeten Pflanzen abhängt, so wären von den 49 durchgeführten Kombinationen 24 legitim und 25 illegitim. Von den ersteren haben sodann 18 Samenzahlen über, 6 solche unter dem Mittelwert der betreffenden Pflanzengruppe. Von den illegitimen Bestäubungen zwischen gleichgrifflichen Formen verblieben 9 über und nur 16 unter dem Mittelwert. Von den 49 Angaben der Tabelle 10 würden also 34 für die größere Fertilität der Bestäubung zwischen verschiedengrifflichen Individuen, 15 dagegen sprechen.

Eine einwandfreie Entscheidung der Frage, ob in erster Linie die verschiedene Griffellänge oder die gleichhohe Lage von Narbe und Antheren maßgebend für die größten Fertilitätsgrade ist, kann also auch auf Grund des neuen Materiales noch nicht getroffen werden. Die Zahlen der Liste sind überdies nicht alle gleichwertig und ferner stehen noch 15 der 64 Kombinationen aus, deren Kenntnis das Gesamtergebnis wesentlich beeinflussen könnte. Unzweifelhaft geht aus der Liste aber hervor, daß die Fertilität derjenigen Kreuzungen ganz besonders hoch ist, bei welchen Narbe und Antheren auf gleicher Höhe liegen und die gekreuzten Individuen zugleich Griffel von verschiedener Länge besitzen. Nicht weniger groß ist aber in einzelnen Kombinationen die Fertilität von Kreuzungen zwischen Formen mit gleichlangen Griffeln und gleicher Höhenlage beiderlei Organe, was besonders deutlich das

Resultat der Kreuzung $n\text{-}\varnothing \times h\text{-}\sigma$ in sämtlichen vier Versuchsreihen erweist. Diese Bestäubungsart liefert bei der Kreuzung von *P. hortensis* \times *viscosa* den zweithöchsten, bei *P. viscosa* sogar den höchsten Samenwert. Diesen Resultaten steht allerdings gegenüber, daß auch einige Kombinationen zwischen verschiedengriffliigen Formen mit ungleichhoher Stellung der Narbe und Antheren ebenfalls günstige Resultate zeitigten.

Die Feststellung von 16 verschiedenen Fertilitätsgraden bei der Kreuzung von vier morphologisch verschiedenen Typen und vor allem die Unterschiede im Samenertrag aus reziproken Kreuzungen sprechen dafür, daß hier vor allem ein physiologisches Problem vorliegt, das sich in eigenartigster Weise mit dem genetischen Problem kombiniert und dessen Lösung wesentlich erschwert. Fast unabweisbar erscheint der Gedanke, daß Konzentrationsunterschiede oder ein bestimmtes Konzentrationsgefälle irgendwelcher Substanzen in verschiedener Höhenlage der Reproduktionsorgane den Erfolg oder Mißerfolg der Bestäubungen entscheidend bestimmen, wobei nicht nur die Beeinflussung der Vorgänge der Pollenkeimung und des Pollenschlauchwachstums, sondern auch der Frucht- und Samenbildung, ja selbst der postseminalen Entwicklung der Pflanze, in Frage kommen.

Sicher steht ferner, daß die „korrelative Zusammengehörigkeit“ von hoher Antherenstellung mit kurzem Griffel und umgekehrt des langen Griffels mit tiefer Antherenstellung bei Heterostylie bis jetzt nicht nur in ihrer Bedeutung für das Fertilitätsproblem, sondern offenbar auch für die Lösung der Frage nach der Entstehung des Blütendimorphismus stark überschätzt worden ist. Merkmale, die unabhängig voneinander vererbt werden können, brauchen, auch wenn sie in bestimmter Kombination, wie dies für die normale Heterostylie von *Primula* durchaus zutrifft, einen oekologisch wirksamen Apparat bilden, nicht gleichzeitig und als eine Einheit entstanden zu sein. Dem kombinierten Auftreten der Heterostyliemerkmale kann sehr wohl eine Entstehung der Einzelmerkmale durch richtungslose Mutationen¹⁾ vorausgegangen sein. Mutative Abänderungen an Kronröhre und Stempel können aus ursprünglich selbstfertilen gleichgriffliigen Formen mit gleichhochstehenden Antheren und Narben Schwärme neuer Typen mit

¹⁾ Auf die Begründung und die bereits erfolgte Kritik dieser Annahme (vergl. H. N. Kooiman, 1925, S. 549 und 1926, S. 161) wird später an anderer Stelle eingehend zurückzukommen sein.

ungleich hochstehenden Sexualorganen und geringerer Selbstfertilität geschaffen haben, die sodann in vermehrtem Maße auf Fremdbestäubung angewiesen waren. Aus zahlreichen Kreuzungen solcher Mutationen unter sich und mit ihren Stammformen dürften schließlich in jedem Formenkreis die jetzt vorherrschenden Blütentypen der n^- - und n^0 -Griffel entstanden sein. Diese weisen nur noch geringe Selbstfertilität auf, erreichen dagegen in beiden reziproken Kreuzungen einen höchsten Fertilitätsgrad und zeichnen sich vor anderen ebenfalls hochfertilen Kombinationen weiter dadurch aus, daß infolge der besonderen Anordnung ihrer Sexualorgane Fremdbestäubung wesentlich erleichtert wird.

Die Keimungs- und Aufzuchtversuche mit den aus verschiedenen Bestäubungskombinationen von n^- , n^0 -, h^- - und h^0 -Typen von *Primula* erhaltenen Samen beweisen, daß die aus Fremdbestäubungen hervorgegangenen Samen gegenüber denjenigen aus Selbstbestäubungen unverkennbar eine widerstandsfähigere und sicherer zu Blüte- und Fruchtbildung kommende Nachkommenschaft erzeugen. Im Verhältnis zu den homostylen Stammformen mit spontaner Selbstbestäubung bedeutet daher der Übergang zur Heterostylie und damit zur Fremdbefruchtung mit Insektenbestäubung, trotz scheinbarer Erschwerung der Frucht- und Samenbildung, offenbar weitgehende Vorteile für die Erhaltung und Ausbreitung der Art.

In den vorliegenden Ausführungen habe ich mich auf die kurze Wiedergabe der wichtigeren neueren Resultate meiner Untersuchungen beschränkt. Sie bilden, wie mir scheint, sichere Stützen für die schon früher an die Mitteilung der ersten Resultate angeknüpften Überlegungen und Hypothesen. Auch die neuen Resultate geben aber erst Bausteine für ein künftiges Verständnis des Heterostylieproblems, dessen völlige Klärung noch in weiter Zukunft liegt. Sie beweisen aber wohl, daß es sich bei diesen Untersuchungen um ein Problem handelt, von dessen Bearbeitung und endgültiger Lösung eine Reihe wichtiger Aufschlüsse und Anregungen für die verschiedensten Teilgebiete der allgemeinen Genetik zu erwarten sind.

Literaturverzeichnis

- Bateson, W. and R. P. Gregory. On the inheritance of Heterostylism in *Primula*. Proc. Roy. Soc. of London. B. Vol. 76, 1905, S. 581—586.

- Darwin, Ch. On the two forms, or dimorphic condition in the species of *Primula* and on their remarkable sexual relations. Proc. Linn. Soc. Bot. Vol. 6, 1862, S. 77—97.
- Die verschiedenen Blütenformen an Pflanzen der nämlichen Art (Übersetzt von J. V. Carus). Stuttgart 1877, 304 S., 15 Fig.
- Ernst, A. (1925a). Genetische Studien über Heterostylie bei *Primula*. Archiv d. J. K.-Stiftg. für Vererbungsforsch., Sozialanthropologie u. Rassenhygiene, Bd. I, 1925, Heft 1, S. 13—62.
- (1925b). Über Vererbung mit Faktorenkoppelung und Faktorenaustausch. Vierteljahrsschrift d. Naturf. Gesellsch. in Zürich, LXX, 1925, S. 157—200.
- Kooiman, H. N. Referate über A. Ernst: „Genetische Studien über Heterostylie bei *Primula*“, in Genetica, 1925, VII, S. 549 und Resumptio Genetica 1926, II, 3, S. 161.
- Laibach, F. Referat über: „Genetische Studien über Heterostylie bei *Primula*“. Zeitschr. f. Botanik, 19, 1927, S. 57—64.
- Scott, J. Observations on the functions and structure of the reproductive organs in the *Primulaceae*. The Journal of the Linnean Society Bot. Vol. VIII, 1865, S. 78—126.
- Ubisch, G. v. Versuche über Vererbung und Fertilität bei Heterostylie und Blütenfüllung. Zeitschr. f. Botanik, 1923, Bd. 15, S. 193—232, 5 Abbildungen im Text, 8 Kurven und 1 Tafel.
- Genetisch-physiologische Analyse der Heterostylie. Bibliographia Genetica, 1925, 2, S. 287—342. Mit 21 Textfig.

The Mechanism of Variegations

William H. Eyster

Bucknell University, Lewisburg, Pa.

Types of Segregation.

The principles of inheritance which were established by Gregor Mendel, and which have been extended since by the work of more recent geneticists, account satisfactorily for the segregation of individuals with one or the other of each of the pairs of contrasting characters of their hybrid ancestors. Since the segregation of individuals with contrasting characters is the result of the random assortment followed by chance recombinations of hereditary determiners in the process of sexual reproduction, it may be called germinal segregation. Similar contrasting characters may also become segregated in the somatic tissue of a single individual in the course of its development. This kind of segregation is called somatic segregation. Some types of somatic segregation, as will be indicated in a later paragraph, have been explained in terms of genetic principles which have already been established, but the mechanism responsible for the occurrence and genetic behavior of the somatic segregations which give rise to the conditions known as variegations has not yet been definitely determined. The purpose of the present paper is to give further evidence in support of the theory advanced previously (Eyster 1924, 1925, 1926) that the gene is an organization of more elementary genetic units, the *genomeres*¹).

Mechanism of Germinal Segregation.

From his experimental studies with peas Mendel was led to the conclusion that "in the ovaries of the hybrids there are formed as many sorts of egg cells, and in the anthers as many sorts of pollen cells, as there are possible constant combination forms, and that these egg and pollen cells agree in their internal composition with those of the separate forms". More recent work, done by geneticists and cytologists of the

¹) The term *genomere* was suggested by Dr. P. W. Whiting.

present century, shows that Mendel's results were brought about by the random assortment of the chromosomes in the reduction divisions, which occur during sporogenesis, followed by chance recombinations of them in fertilization. The essential point to be noted here is that the hereditary units, so far as Mendel's experimental results were concerned, were the chromosomes. His F_2 and backcross ratios obtain only when the contrasting characters under observation are the expressions of genes in as many different chromosome pairs.

If the chromosomes were the ultimate units of inheritance, one might expect an organism to have only as many contrasting characters or sets of characters as pairs of chromosomes in the nuclei of its cells. In all plants and animals that have been used extensively in genetic studies, large numbers of hereditary characters have been found. These characters in every case fall into groups which are associated in inheritance, the number of groups invariably corresponding to the number of chromosome pairs that occur in the cells of a particular organism. This association of characters in inheritance is called linkage, and has led to the view that each chromosome is made up of a large number of hereditary units which have been called genes. Thus the unit of inheritance responsible for the segregation of individuals with contrasting characters in the progenies of hybrid parents was shifted from the chromosome in Mendel's work to the gene in more recent work. In a few organisms, for example the male *Drosophila*, linkage is complete, but in the great majority of organisms there are more or less frequent interchanges of parts between homologous chromosomes. This interchange of parts between homologous chromosomes is called crossing-over, and makes possible an infinitely larger number of genetic combinations than would obtain by the chance assortment of chromosomes without crossing-over. A study of the relative frequencies of crossing-over between the known genes of each chromosome has led to the conception that the chromosome is in reality a linear series of genes. This conception of the chromosome enables us to predict, with a great deal of precision, the kinds and relative numbers of individuals that will be segregated in the progenies of hybrids of known genetic constitution. The frequent somatic changes which occur in variegations, however, can not be explained on the basis of the gene as the ultimate genetic unit. Accordingly, our analysis must extend into the gene itself, and just as the chromosome has been found to be made up of genes, the genes may be found to be made up of more elementary units, the genomeres

Mechanisms of Somatic Segregation.

The occurrence of a contrasting character in the somatic tissue of a single individual is referred to, in a very general sense, as a somatic mutation. Somatic mutations are formed by the segregation of genotypically unlike nuclear or cytoplasmic elements in the course of the development of an individual organism. Some underlying causes of somatic segregation have been shown to be chromosome elimination, graft-hybrids or chimeras, and cytoplasmic segregation.

Chromosome Elimination. It has been shown by Morgan and Bridges (1919) that sex mosaics in *Drosophila* are usually due to the elimination of the sex chromosome at some somatic mitosis. An individual which develops from an egg with two X chromosomes will be female in the tissues which retain the two X chromosomes, and male in the tissues which contain only one of the X chromosomes.

Emerson (1921) demonstrated that mosaic endosperm in *Zea* is also caused by the elimination of a chromosome from some of the endosperm cells.

Graft-hybrids. The segregation of contrasting characters in the somatic tissues of an individual organism may be due to its being made up of the tissues of genetically different plants, such as Winkler's well-known graft-hybrids of *Solanum*. Adventitious buds which arise at the point of union of the stock and scion of grafts of tomato and nightshade develop into shoots which are in part tomato and in part nightshade. The tissues may segregate longitudinally so as to form a sectorial chimera, or the tissues may be so arranged that the stele of one species is enveloped by the cortex of the other so as to form a periclinal chimera. Similar chimeras of genetically different tissues occur in nature, but the causes and mechanisms involved are not always clear.

Cytoplasmic Segregation. Many cases of mosaic individuals have been reported which appear to be caused by the segregation of cytoplasmic elements, but no more satisfactory explanation has yet been given as to the mechanism involved. Chlorophyll variegations have been reported in *Mirabilis* (Correns 1909 a, b), *Primula* (Gregory 1915), and *Zea* (Anderson 1923) which are maternal in inheritance. Baur (1909) reported an apparently similar chlorophyll variegation in *Pelargonium* which is transmitted through the cytoplasm of the pollen as well as the egg cells. The writer has found chlorophyll variegations in pedigreed strains of maize where they were not expected which bred like normal green plants both when self-fertilized and when crossed

with unrelated green plants. All such plants which have already been tested occurred as a single aberrant plant in sometimes large progenies, and were extremely heavily variegated with broad bands of white to yellowish-green tissue extending longitudinally through the leaves. Evidently the causal agent did not extend into the protoplasm of the pollen and egg cells.

Somatic Mutations. The most common explanation of the occurrence of contrasting characters in the soma of a single individual has been to attribute them to somatic mutations. This explanation has been used in particular to account for the many different and frequently occurring variations in variegations. The difficulty is that mutations are too rare and erratic to account for the precision which accompanies the origin and genetic relationships of the types which make up a variegation series. The mechanism which underlies the origin and genetic behavior of variegations will be given in a later section of this paper.

Color and Pattern Variations in Variegations.

De Vries (1905) was among the first to make a special study of variegations, to which he gave the name of "ever sporting varieties". He found them to be of common occurrence in many genera of horticultural plants in the form of striped flowers, seeds, fruits, leaves, and even roots. An extensive study was made of a horticultural variety of snapdragon known as *Antirrhinum majus luteum rubro-striatum*. This variety was found to include an almost endless range of patterns from yellow flowers with sometimes only a single splash of red color to flowers with the broadest segments of red. Between the most heavily variegated and pure-red flowers a gap, which is never completely bridged over, was supposed to exist. The self-red type was observed to spring from the striped form, and again revert to it. The breadth of the streaks in the striped flowers was considered to be an ordinary case of variability, but the red flowers on striped plants and the striped flowers on plants with otherwise red flowers were considered as sports.

De Vries studied many other variegations but his study of variegated flower color in *Hesperis matronalis* (1910) is of interest here because of the parallelism between this variegation series and those which have been studied in maize pericarp. The flowers varied in color with all gradations from nearly pure white to lilac, and gave rise more

or less frequently to variegations which varied in pattern from very light to heavy, as in *Antirrhinum*.

A single kernel of *Zea* with dilute-red pericarp, which occurred as a color change on an ear with the calico type of variegation, gave rise, in pedigreed cultures (Eyster 1924) within a few generations to strains varying in pericarp color so as to form a continuous series ranging from colorless to deep red and a series of variegations varying with all possible gradations from kernels that were heavily marked with splashes, lines, bands and larger segments of colored pericarp to patterns that were so light as to have sometimes only a single splash of color apparent on an entire ear. The common origin of all of the types which make up a variegation series was interpreted as indicating that they represent as many variations in a single gene.

Similarly a series of variegations having the mosaic pattern, as described by Hayes (1917), was derived from a common source in pedigreed cultures (Eyster, 1925). The variations in color intensity and in variegation pattern were in every detail parallel with those that occurred in the calico series.

Baur (1924) has described a similar series of flower color and pattern variations in *Antirrhinum*, varying from ivory through pale flesh, flesh, and pale-red to red, and through a series of striped and spotted variegation patterns.

Beginning with a number of *Verbena* plants with variegated flowers of different patterns, Eyster and Deyirmenjian (unpublished) have found an unusually wide series of variegation patterns ranging continuously from flowers that are pure white with perhaps only a single splash of color in a single flower of an entire inflorescence to flowers that are deep violet with inconspicuous variegations in the form of darker and lighter markings. It is an exact parallel with the variegations that occur in maize pericarp. As yet neither pure colorless nor pure self-colored strains have been isolated in *Verbena*. These results indicate that perhaps most of the apparently stable self-colored types which originated from the typical variegations in previous studies were in reality unstable types. At least such has been found to be the case in maize pericarp. The pericarp colors which have previously been described as orange or dilute red are unstable types with ground colors varying from whitish to deep red and variegations in the form of dots, splashes, streaks, lines, bands, and larger segments of darker and lighter colors.

The studies of variegations which have already been made, with special reference to those in maize pericarp, warrant the following general conclusions:

(1) Variegations consist of a continuous series of quantitative variations ranging from apparently deep self-colors with only occasional color changes that are apparent: through a series of dilute-self colors with all gradations of color from deep red to whitish and with increasing numbers of dots, splashes, lines, bands, and larger segments of darker and lighter colors; and through a series of variegations varying in pattern from very heavy to extremely light.

(2) Variegations may give rise to pure self-colors and to pure colorless strains, but certainly with a much lower frequency than has previously been supposed. The apparent self-colors are indeed variegations with a colored instead of a colorless back-ground.

(3) The different types of variegations occur not only in different individuals of a progeny, but also in different parts of the same individual. For example, a progeny of *Zea Mays* may include ears ranging in color from deep red to light red and some with typical variegation patterns. So also the kernels on a single ear may vary in color intensity and in variegation pattern.

(4) The color markings in variegations also vary from deep red to colors that are so light as to be hardly apparent. It has generally been assumed by other workers that all variegation color markings are of the same intensity.

(5) The change from one color pattern to another in a variegation series varies according to the position of the different types in the quantitative series. For example, dilute red self-colors give rise to variegations more frequently than do dark red self-colors, and heavy variegations give rise to self-colors more frequently than do light variegations.

(6) Dilute red pericarps in which the gene for pericarp color is associated with a stable gene for colorless pericarp frequently have a splash, streak, line, band, or larger segment of darker color adjacent to an equally large splash, streak, line, band, or larger segment of colorless. This replacement of dilute red by equal and adjacent segments of darker and lighter colors clearly indicates that a genetically unequal division of the gene for dilute red pericarp has occurred. At the mitosis following the unequal division of the gene for dilute red pericarp the unlike daughter genes are segregated into sister cells. The cell progeny of one daughter cell gives rise to a segment of pericarp with more deeply pigmented

cells, and the cell progeny of the other gives rise to an equally large and adjacent segment of pericarp with less deeply pigmented or pigmentless cells.

(7) The segregations of color in the somatic tissues, which give rise to variegations, occur in definite ratios quite like the segregation of individuals in progenies from hybrid parents, as observed by Mendel. In maize pericarp having a gene for dilute red color associated with a stable gene for colorless pericarp, color changes to darker and lighter respectively are segregated in the ratio of 1:1 (Eyster, 1926). In maize pericarp homozygous for dilute red, changes to lighter colors occur more frequently than similar changes to darker colors. The data which are at present available indicate that lighter colors occur from two to three times as frequently as darker colors in homozygous dilute red pericarp. The observed ratios vary from 1:2.75 to 1:2.92 which roughly approximate a 1:3 ratio.

Emerson (1922) found that changes to red in the calico type of variegation occur more frequently in the heterozygous than in the homozygous variegated ears of the same F_2 progeny. This observation, it seems to me, definitely eliminates the assumption that the color markings in variegations are due to somatic mutations.

Mechanism of Variegations.

Perhaps the first to concern himself with the origin and nature of variegations was Vilmorin, who observed that striped flowers occur only in species which are themselves colored, but which possess a white or yellow variety. He believed the first variety to arise from the colored type to be white (or yellow) from which later the striped form originates as a partial reversion to the parent species.

To account for the green leaves and branches on variegated-leaved plants and self-red flowers on plants with otherwise variegated flowers, Correns (1910) assumed that the gene for variegation had associated with it a latent gene for self-color. At more or less frequent intervals the self-color gene became separated from the variegation gene, and when this happened a self-colored area would be produced, its size depending upon the stage in development at which the segregation occurred. A part of the self-color gene material was thought to be retained by the variegation gene which later regenerated another self-color gene, which in turn became segregated.

Emerson (1913, 1917, 1922) referred to the change from variegation to self-color in maize pericarp as a sporophytic mutation which differs from other point mutations primarily in its higher frequency of mutation. Emerson suggested that the gene for variegation may be in the nature of a temporary, recessive inhibitor that sooner or later loses its power to inhibit color development, thereby becoming a gene for self-color. Or that the gene for self-color may be temporarily inactive, but sooner or later becomes permanently active. According to this view sizes of the self-colored areas depend upon the stage in development at which the gene changes responsible for them occur.

Küster (1918) pointed out that the shape of the spots in variegations, their sharp limitations and often also the arrangement of their cells, suggest that they take their origin from one initial cell, which in turn, arises by an unequal division. This inequality is regarded as physiological and to be the cause of different manners of reactions to external influences.

From his studies of variegations in soybeans, Nagai (1924) suggested that there may be a relation between the quantitative differences of phenotypic expressions and the respective differences in the quantity of the material which composes the genes. He regards a mutation as a permanent rearrangement in the distribution of the material composing the gene.

Baur (1924) believes the variegations in *Antirrhinum*, varying from red to pale flesh-color and from coarse to fine patterns on a colorless background to be due to a number of unilocal genes. The different color types and patterns of the variegation series are thought to be caused by different combinations of these unilocal genes in their dominant and recessive conditions. Baur's interpretation is a noble effort to explain the frequent color and pattern changes in variegations on the basis of the gene as the fundamental and ultimate genetic unit.

The principal significance of all these interpretations is that the changes in the soma which give rise to a variegated condition can not be explained upon the basis of the gene as the ultimate genetic unit without making the assumption that the gene undergoes more or less frequent and irregular somatic mutation. It is also necessary to assume that some genes mutate frequently early in development while others mutate as frequently but not until late in development, that some mutate with a high frequency and others with a low frequency, that even the same gene mutates with a higher frequency when it is associated

with a stable gene than when it is homozygous, and to make many other similar assumptions. Whether or not such assumptions are warranted will depend upon our conception of a mutation. If we consider a mutation as the fundamental chemical, physical, or physico-chemical change affecting sometimes only a part but perhaps more frequently all of the material which makes up an individual gene, it must be concluded that variegations are not due to frequent mutations, but rather to the segregation of contrasting gene elements, which compose the gene, by the mechanism of mitosis. Evidence for this view will be given in the following pages. There is no basis for the idea that a large colored area on an otherwise variegated organism, for example a self-colored kernel or group of kernels on an otherwise variegated ear, is due to a somatic mutation which occurred in the self-colored kernels but not in the variegated kernels, for the streaks of color which produce the pattern of the variegation are exactly like the areas of color which extend over a larger part or even the whole of an organism except they are much smaller.

Genomere Theory of the Gene. Variegations, whether they are concerned with the distribution of the chloroplastid pigments in the leaves or the anthocyanin in flowers, fruits, and seeds, are fundamentally alike in the quantitative series of types which they include, the direction and frequency of the color changes, and in practically all other details. Since all variegations are so similar and so fixed in the types which they include, there must be a definite mechanism common to all of them. From studies of variegated pericarp in maize Anderson (unpublished) concluded that (1) the gene is made up of a number of self-propagating gene particles which assort at random at mitosis, (2) genes which have more than one kind of gene particle are mutable, (3) in variegated strains pigment is produced when a gene has a certain threshold value of the pigment-producing particles. Eyster (1924, 1925, 1926) working independently reached a similar conception of the gene from observations and experimental studies with dilute-red pericarp. It was found that pericarp due to the same gene varied from deep red to light red, and often the dilute red pericarp was replaced by equal and adjacent areas of darker red and colorless. The replacement of a sector of dilute-red by equal and adjacent segments of darker red and colorless was regarded as a demonstration that the gene which was producing dilute-red pericarp had divided into daughter genes of which one produced more deeply pigmented pericarp and the other pigmentless pericarp. While the adjacent segments of contrasting colors show that

a gene divided into two genetically unequal daughter genes, the quantitative variation in color intensity in the pericarp of a single progeny and even in the pericarp of a single ear clearly indicates that the gene differences are similarly quantitative. The simplest conception of the gene which would permit quantitative segregation in the course of somatic development was to regard it as a compound structure composed of a constant number of gene elements, or *genomeres*. It is assumed that a particular gene is composed of a constant number, k , of *genomeres* which may or may not be of the same chemical, physical, or physico-chemical nature. Granted this simple assumption, all of the known facts concerning variegations can be satisfactorily explained.

In the gene which determines pericarp color in maize, let C represent a *genomere* of such a nature that it will produce pigmented pericarp, and c a *genomere* which will produce pigmentless pericarp. A gene which is made up of k C *genomeres* will produce self-colored pericarp and will be stable in inheritance, while a gene composed of k c *genomeres* will give rise to colorless pericarp and will also be stable.

Gene Mutation. If a single *genomere* in the gene for red pericarp should change from the chemical, physical, or physico-chemical condition C to some different and contrasting condition represented by c , the gene which was made up of k C *genomeres* would now be composed of $(k - 1) C + c$ *genomeres*. So also if n *genomeres* of a gene made up of k C *genomeres* should change from the condition represented by C , to the contrasting condition represented by c , a gene having the composition $(k - n) C + n c$ *genomeres* would be produced. Changes in the chemical, physical, or physico-chemical nature of one or more *genomeres* is here regarded as a point mutation in its strictest sense. When all of the *genomeres* change from one condition to another as indicated above, a new gene is produced which has the stability of the original gene, but when only some of the *genomeres* change genetically a gene will be produced with more than one kind of *genomere* which will be segregated in the soma and give rise to the color changes which have been called somatic mutations.

Gene mutations are doubtless to be understood as definite responses of the *genomeres* to external stimuli which reach them in the form of radiant energy. According to his preliminary account, Muller (1927) has succeeded in producing gene changes on a large scale by the use of radiant energy. Although Mullers' induced mutations involved entire genes, it is to be expected that under more nicely adjusted con-

ditions, or in response to some different form of radiant energy some but not all of the genomeres of a gene will undergo a mutational change and thus become a "mutable" gene.

Baur (l. c.) observed changes in *Antirrhinum* genes from a stable to a labile condition. For example, the stable gene U is thought to change to U_x which produces the same effect as U but differs from it in that it mutates more frequently to u . This lability is regarded as a hereditary property of the U_x gene and the only difference between it and the U gene. According to the theory of genomeres, the change from the stable to the labile condition of the U gene would be regarded as a change in one or more genomeres. If the gene called U by Baur be represented as composed of k U genomeres, the U_x gene would be made up of $(k - n)$ $U + n$ u genomeres, in which n represents the number of genomeres which changed from the U to the u condition. As a result of the chance assortment of the two kinds of genomeres in the $(k - n)$ $U + n$ u gene, ultimately genes will be produced with sufficient u genomeres to give expression to the condition represented by u .

Genomere Segregation and Variegations. The quantitative changes in variegations which range continuously from one extreme condition, as self-colored, to another extreme condition, as colorless, are the expressions of genes having different numbers of contrasting genomeres in their structure.

Between each somatic mitosis each gene, and consequently each genomere composing the gene, must reproduce itself. The experimental results which have already been obtained indicate that the genomeres of a gene are assorted at random in each mitosis. Accordingly a gene of the constitution $(k - 1)$ $C + c$ might divide to form the daughter genes $(k - 1)$ $C + c$ and $(k - 1)$ $C + c$ or $(k - 2)$ $C + 2$ c and k C . A change in a single genomere of a gene, followed by the chance assortment of genomeres by the mechanism of mitosis, would ultimately lead to the production of genes with the C and c genomeres in all possible numerical combinations, such as are thought to occur in variegation series. The formula of the genes in both the calico and mosaic types of variegation in maize pericarp may be expressed as follows:

Composition of the gene	Expression in the soma
k C	Self-red and stable
$(k - n_1)$ $C + n_1$ c	Red and unstable
$(k - n_2)$ $C + n_2$ c	Lighter red and unstable

$(k - n3) C + n3 c$	Still lighter red and unstable.
.....	
$(k - nn) C + nn c$	Lightest shade of red and unstable
$(k - nn - m1) C + (nn + m1) c$	Heavy heavy variegation
$(k - nn - m2) C + (nn + m2) c$	Medium heavy variegation
$(k - nn - m3) C + (nn + m3) c$	Light heavy variegation
$(k - nn - m4) C + (nn + m4) c$	Heavy medium variegation
$(k - nn - m5) C + (nn + m5) c$	Medium medium variegation
$(k - nn - m6) C + (nn + m6) c$	Light medium variegation
$(k - nn - m7) C + (nn + m7) c$	Heavy light variegation
$(k - nn - m8) C + (nn + m8) c$	Medium light variegation
$(k - nn - m9) C + (nn + m9) c$	Light light variegation
.....	
$k c$	Colorless and stable

In the above series the genes which have only a few c genomeres but many C genomeres give rise to colored pericarp which may appear phenotypically self-colored. As the number of C genomeres decreases and the number of c genomeres increases the general color of the pericarp becomes lighter, and finally colorless. The genes for colorless pericarp vary from those which have just too few C genomeres to produce pigment to the gene which lacks the C genomeres entirely. The genes for colorless pericarp having the largest number of C genomeres, and are thus just below the threshold value for colored pericarp, will give rise to the heaviest variegations due to the frequent production, by the chance assortment of the genomeres at the somatic mitoses, of genes with a sufficient number of the C genomeres to cause pigment to develop in the pericarp. In genes with fewer C genomeres and correspondingly more c genomeres the chance formation, by the random assortment of the genomeres in the somatic mitoses, of genes with sufficient C genomeres to produce pigment is less frequent, and the result is a variegation of a lighter pattern. Genes which are composed of practically all c genomeres and a correspondingly few C genomeres will produce a pericarp which will appear colorless, but which may give rise to an occasional colored area due to the chance formation of a gene with $k - nn$ or more of the C genomeres. Genes composed of k C genomeres will breed true for colored pericarp, and genes made up of k c genomeres will breed true for colorless pericarp.

Genomere Segregation and Somatic Ratios. In dilute-red maize pericarp, having the gene for dilute-red associated with a stable

gene for colorless it was found (Eyster 1926) that darker colors and lighter colors are segregated in the ratio of 1:1. Whenever the gene for dilute-red divides unequally one daughter gene will receive more C genomeres than were in the parent gene and produce more pigment, and the other daughter gene will receive correspondingly fewer C genomeres and produce less pigment or no pigment at all. When such gene differences occur in sister cells and persist to the end of pericarp development, equally large and adjacent segments of darker and lighter colored pericarp replace the original dilute-red pericarp. The size of such color changes depends upon the stage in pericarp development at which the differential genome segregations occur. More frequently, however, gene differences between sister cells become changed in the cell progenies due to the continued random assortment of the genomeres at the subsequent cell divisions, so that isolated and separated areas of lighter and darker pericarp are of much more frequent occurrence than equal and adjacent segments of darker and lighter pericarp.

In homozygous dilute-red pericarp somatic segregations of darker and lighter areas have been found to occur in ratios varying from 1 darker:2.75 lighter, to 1 darker:2.92 lighter (Eyster 1926), or approximately 1 darker:3 lighter colored area. These results have been interpreted as indicating that when a cell has either one or both genes with a smaller number of the C genomeres, a lighter colored pericarp is produced, and that a cell must have both genes with an increased number of the C genomeres to be able to produce a more deeply pigmented pericarp. This is the equivalent of saying that a gene with fewer C genomeres and more c genomeres is dominant, or epistatic, over a gene with more C genomeres and fewer c genomeres. For example, a dilute-red

pericarp cell of the constitution $\frac{(k - n3) C + n3 c}{(k - n3) C + n3 c}$ might divide to form

daughter cells as follows: (1) $\frac{(k - < n3) C + < n3 c}{(k - n3) C + n3 c}$, which would produce

dilute-red pericarp like the original cell, and $\frac{(k - > n3) C + > n3 c}{(k - n3) C + n3 c}$,

which would give rise to a less pigmented cell because of the changed gene

having less than $k - n3$ of the C genomeres; (2) $\frac{(k - n3) C + n3 c}{(k - < n3) C + < n3 c}$,

which would produce dilute-red pericarp like the original cell, and

$\frac{(k - n3) C + n3 c}{(k - > n3) C + > n3 c}$, which would develop a less pigmented cell due to the gene with less than $k - n3 C$ genomeres; and

(3) $\frac{(k - < n3) C + < n3 c}{(k - < n3) C + < n3 c}$, which would produce a deeper pigmentation because both of the genes have more than $k - n3$ of the C genomeres, and $\frac{(k - > n3) C + > n3 c}{(k - > n3) C + > n3 c}$, which would produce a less pigmented cell because both of the genes have less than $k - n3$ of the C genomeres, though one such gene would be sufficient to produce lighter pericarp. According to the laws of chance, due to the random assortment of the genomeres, color changes are segregated in homozygous dilute-red pericarp in the ratio of 1 darker: 3 lighter red or colorless as indicated above.

Emerson's (1922) observation that changes to red in the calico type of variegation occur more frequently in the heterozygous than in the homozygous variegated ears of the same F_2 progeny is in agreement with the mechanism of somatic segregation described above for dilute-red pericarp. In some variegated strains Emerson estimated that there were about two and one-half times as many color markings in the pericarp of the heterozygous as compared with the homozygous variegated ears. The variegations studied by Emerson consisted of color markings on a colorless background, so that gene changes in the direction of red pericarp were expressed while gene changes towards the light end of the variegation series could not be expressed since the background of the kernel was already colorless. According to the ratios of somatic color segregation observed in dilute red pericarp, the heterozygous variegated ears should segregate colorless and colored areas in the ratio of 1:1, and the homozygous variegated ears should segregate colored and colorless areas in the ratio of 1:3. If the frequency of the occurrence of colored markings in heterozygous pericarp be expressed as one-half, that in homozygous pericarp would be one-fourth. That is to say, color markings are expected twice as frequently in heterozygous as in homozygous variegated ears. This expectation is in fairly close agreement with Emerson's observations.

Dominance Relationships in Variegations.

The interpretation of the somatic ratios in dilute-red and variegated pericarp given above assumes that the dominance among the genes

of a variegation series varies inversely as the number of C genomeres and directly as the number of c genomeres in the gene. Accordingly light variegations should be dominant over heavy variegations, all variegations should be dominant over dilute self-colors, and light self-colors should be dominant over darker self-colors.

In the mosaic type of variegation in maize pericarp Hayes (1917) found the variegation patterns to be dominant over the dilute-red self-colors (called patterns). Emerson intercrossed strains of maize having different patterns of the calico type of variegation, and in practically every case the F_1 ears had a mean grade of variegation regardless of the variegation patterns of the parents.

In *Antirrhinum* Baur (l. c.) reported darker self-colors to be epistatic over lighter self-colors. In crosses between dilute self-colors and variegations Baur found the F_1 plants to have flowers with variegated markings on a dilute self-colored background, and the F_2 plants had flowers that were variegated, variegated on a dilute self-colored background, and dilute self-colored in the ratio of 1 : 2 : 1.

In order to test further the dominance relationships among the genes that make up a variegation series, intercrosses were made between different types of the extensive flower color variegation in *Verbena*. The constitution and somatic expression of the genes in the flower color variegation series in *Verbena* may be expressed as follows:

Genomere constitution	Expression in the soma
k C	Dark violet and stable
.....	
(k — n1) C + n1 c	Violet
(k — n2) C + n2 c	Dark purple
(k — n3) C + n3 c	Light purple
(k — n4) C + n4 c	Rose red
(k — n5) C + n5 c	Rose pink
(k — n6) C + n6 c	Light pink
.....	
(k — nn) C + nn c	Lightest self color
(k — nn — m1) C + (nn + m1) c	Heavy heavy variegation
(k — nn — m2) C + (nn + m2) c	Medium heavy variegation
(k — nn — m3) C + (nn + m3) c	Light heavy variegation
(k — nn — m4) C + (nn + m4) c	Heavy medium variegation
(k — nn — m5) C + (nn + m5) c	Medium medium variegation
(k — nn — m6) C + (nn + m6) c	Light medium variegation

$(k - nn - m7) C + (nn + m7) c$	Heavy light variegation
$(k - nn - m8) C + (nn + m8) c$	Medium light variegation
$(k - nn - m9) C + (nn + m9) c$	Light light variegation
.....	
$k c$	Colorless and stable

The flower color variegations in *Verbena* include types ranging from violet through various shades of purple, red, pink, and variegations with all gradations of patterns from very heavy with many segments of color on a colorless background to extremely light so as to appear colorless. As yet neither stable colored nor stable colorless types have been isolated from this variegation series. There is a remarkable parallelism between the variegations in *Verbena* flowers and maize pericarp as regards the quantitative series of types and their genetic relationships. One variegation pattern, however, occurs in *Verbena*, due evidently to the radial symmetry of its flowers, which has no parallel in maize pericarp. This pattern consists of a broad band of color extending from the eye of the flower longitudinally down the middle of each petal, thus forming a star.

The *Verbena* plants used in the intercrosses which were made to study the dominance relationships of the different types were grown

Table 1

Crosses between plants with self-colored flowers of different color intensities

Pedigree	Flower color of parent plants	Flower color of F_1 plants
9 × 2	Rose red × Pansy violet	Rose red
7 × 9	Rodamine purple × Rose red	Rose red
3 × 2	Spectrum red × Pansy violet	Spectrum red
3 × 7	Spectrum red × Rodamine purple	Spectrum red
3 × 10a	Spectrum red × Pomegranite purple	Rose red
10a × 3	Pomegranite purple × Spectrum red	Rose red
10a × 5	Pomegranite purple × Rose red	1 Rose red, and 1 Variegation
9 × 7	Rose red × Rodamine purple	Rose red
8 × 2	Tyrian Rose × Pansy violet	1 Rose red, and 1 Purple-violet
9 × 1	Rose red × Hyacinth violet	Pomegranite purple

from the seed of a single seed packet purchased from the Peter Henderson Seed Company. Although a large number of plants were grown no two plants were exactly alike in color intensity or variegation pattern of their flowers. The plants which were used in the crosses were numbered from 1 to 15 and described as to color intensity and variegation pattern.

The flower color of F_1 plants from crosses between plants with flowers that were self-colored but of different intensities are shown in table 1. With few exceptions the lighter colors were more or less dominant over the darker colors.

Table 2
Crosses between plants with dilute self-colored flowers and plants with variegated flowers

Pedigree	Flower color of parent plants	Flower color of F_1 plants
8 × 11	Tyrian rose × Heavy variegation	Heavy variegation
9 × 14a	Rose × Medium light variegation	Light variegation
14a × 10b	Light variegation × Purple	Heavy variegation
12 × 10a	Star variegation × Rose	Medium variegation
14 × 3	Medium variegation × Red	Medium variegation
12 × 3	Star variegation × Red	Star variegation
8 × 10	Tyrian Rose × Heavy variegation	Light variegation
8 × 14a	Tyrian Rose × Medium variegation	1 heavy variegation 1 Rose pink
8 × 11	Tyrian Rose × Heavy variegation	Heavy variegation
12 × 2	Star variegation × Purple	Rose pink
12 × 9	Star variegation × Rose red	Rose red
3 × 12	Red × Star variegation	Rose red
14a × 1	Medium light variegation × Purple	Tyrian rose
3 × 14	Red × Medium variegation	Rose red
3 × 14a	Red × Medium light variegation	1 Spectrum red 2 Rose red
7 × 14a	Rhodamine purple × variegation	Rose red
7 × 14	Rhodamine purple × variegation	Rose pink

A large number of crosses were made between plants with dilute self-colored flowers and plants with variegated flowers of different patterns with the results as given in table 2. All of the F_1 plants having variegated plant number 10 or 11 as one parent and a plant with some dilute self-colored flowers, as rose red or spectrum red, as the other

parent had variegated flowers. These variegations did not have a dilute colored background as reported by Baur (l. c.) to be the case when dilute self-colored and variegated types of *Antirrhinum* are intercrossed. The F_1 plants having the variegated plant number 12 or 14 as one parent and a plant with a dilute self colored flower as the other parent consisted of plants with variegated flowers and plants with dilute self-colored flowers in the approximate ratio of 1:1, thus indicating that plants number 12 and 14 were heterozygous for variegation, having a gene for variegation associated with a gene for rose-red. These results clearly indicate that the variegation patterns are dominant over the self-colors. Such crosses as have been made between variegations of different patterns, with their results, are shown in table 3. Plant number 15

Table 3

Crosses between plants with variegated flowers of different patterns

Pedigree	Variegation pattern of parents	Pattern of F_1
14a \times 15	Medium light \times light	3 medium light 2 light
14 \times 15	Medium light \times light	3 light
13a \times 15	Star \times light	1 light
14 \times 11	Medium \times heavy	1 medium
14a \times 11	Medium light \times heavy	1 medium light

was an extremely light type of variegation. It was classed as a colorless type until a small splash of color was observed in a petal of one of its flowers. One F_1 plant from a cross between plant number 15 and plant number 13a, which had the star pattern of variegation, had the light pattern of plant 15. Eight F_1 plants from crosses between plant 15 and plant 14, which had a medium light variegation pattern, were grown. Of these, five had the very light pattern of plant 15, and three had the pattern of plant 14. The F_1 plants from crosses between plant 14, having a medium light variegation pattern, and plant number 11, which had a very heavy variegation pattern, had the medium light pattern of plant 14.

Although the number of crosses between the different members of the variegation series that have been made is not large, the results that have already been obtained clearly indicate that light variegations

are dominant over heavy variegations, variegations are dominant over the dilute self-colors, and light self-colors are dominant over darker self-colors. Or, expressed in terms of the genes which cause these different colors and patterns, dominance varies inversely as the number of C genomeres and directly as the number of c genomeres in the gene. These results are in accordance with the general hypothesis that the patterns of variegations are the result of the somatic segregation of genomeres.

Discussion

The dominance relationships, which have been established in the extensive series of variegations affecting flower color in *Verbena* as described, furnish another body of evidence in support of the hypothesis that the gene is composed of more elementary genetic units. These elementary genetic units have been called genomeres. The random assortment of genomeres at the somatic mitoses provides the mechanism for the segregation of contrasting characters in the soma of a single organism in definite ratios, quite analogous to the segregation of individuals with contrasting characters in progenies of hybrid parents as first established by Mendel. A single mutational change in a gene, i. e., a change in one or more genomeres from one chemical, physical, or physico-chemical condition to some contrasting condition, followed by the random assortment of the two kinds of genomeres at the somatic mitoses results in the formation of genes with the two kinds of genomeres in all possible numerical relationships. These gene differences are expressed in the soma as somatic variations such as occur in a variegation series. Changes from one variegation pattern to another or to self-color are not to be regarded as mutations, but rather as the expressions of genes with the contrasting genomeres in different numerical combinations, quite like the origin of individuals with new combinations of Mendelian characters due to recombinations of the genes or entire chromosomes.

Variations in color intensity and in variegation pattern in variegated organisms are produced not only by the segregation of genomeres during somatic development, but also by the segregation of whole genes during sporogenesis in plants and gametogenesis in animals followed by chance recombinations of them at fertilization.

Although the gene is made up of a definite number of more elementary genetic units, the genomeres, it will always remain the unit of segregation of individuals with contrasting characters in progenies

from hybrid parents, because entire chromosomes are segregated at the reduction division during sporogenesis and gametogenesis.

Summary

1. Chromosomes and genes provide a mechanism for the segregation of individuals with contrasting characters in progenies from hybrid parents, but this mechanism can not account for the somatic segregation which gives rise to a variegated condition.

2. A general summary of the nature of variegations is given.

3. The general hypothesis of the genomere structure of the gene, and the maize pericarp studies upon which the original hypothesis was based, are reviewed.

4. An extensive variegation series concerned with the flower color of *Verbena* is described, and formulae are given for the genes which are expressed in the soma as an intergrading series of self-colors and variegation patterns.

5. In *Verbena*, light variegations are dominant over heavy variegations, variegations are dominant over dilute self-colors, and light self-colors are dominant over darker self-colors. Otherwise expressed, dominance varies inversely as the number of C genomeres and directly as the number of c genomeres in a gene.

6. The dominance relationships that have been found in *Verbena* support the hypothesis that the gene is made up of genomeres.

Acknowledgement

The *Verbena* pollinations were made by my student and assistant, Mr. Haig Deyirmenjian, who also did most of the work in connection with the growing of the F_1 plants.

Literature Cited

- Anderson, E. G. Maternal inheritance of chlorophyll in maize. The Botanical Gazette 76: 305—321. 1923.
- Baur, Erwin. Das Wesen und die Erbliehkeitsverhältnisse der "Varietates albomarginatae hort." von *Pelargonium zonale*. Zeitschr. induct. Abstamm. Vererb. 1: 330—351. 1909.
- Untersuchungen über das Wesen, die Entstehung und die Vererbung von Rassenunterschieden bei *Antirrhinum majus*. Bibliotheca Genetica 4: 1—170. 1924.

- Correns, C. Vererbungsversuche mit blaß(gelb)grünen und buntblättrigen Sippen bei *Mirabilis Jalapa*, *Urtica pilulifera* und *Lunaria annua*. Zeitschr. indukt. Abstamm. Verb. 1: 291—329, 1909a.
- Zur Kenntnis der Rolle von Kern und Plasma bei der Vererbung. Zeitschr. indukt. Abstamm. Vererb. 2: 331—340. 1909b.
- Der Übergang aus dem homozygotischen in einen heterozygotischen Zustand im selben Individuum bei buntblättrigen und gestreiftblühenden *Mirabilis*-Sippen. Ber. Deutsch. Bot. Gesellsch. 28: 418—434. 1910.
- Emerson, R. A. The inheritance of a recurring somatic variation in variegated ears of maize. Amer. Nat. 48: 87—115. 1913.
- Genetical studies of variegated pericarp in maize. Genetics 2: 1—34. 1917.
- Genetic evidence of aberrant chromosome behavior in maize endosperm. Amer. Jour. of Botany 6: 411—424. 1921.
- The origin of variations. Amer. Nat. 52: 64—79. 1922.
- Eyster, William H. A genetic analysis of variegation. Genetics 9: 372—404. 1924.
- Mosaic pericarp in maize. Genetics 10: 179—196. 1925.
- The bearing of variegations on the nature of the gene. Proceedings of the Fourth International Botanical Congress. In press.
- Gregory, R. P. On variegation in *Primula sinensis*. Jour. Genetics 4: 305—321. 1915.
- Hayes, H. K. Inheritance of a mosaic pericarp pattern color of maize. Genetics 2: 261—281. 1917.
- Küster, Ernst. Über Mosaikpanaschierung und vergleichbare Erscheinungen. Ber. deutsch. Bot. Ges. 36: 54—61. 1918.
- Morgan, T. H. and C. B. Bridges. The origin of gynandromorphs. Carnegie Inst. Wash. Pub. 278: 1—22. 1919.
- Nagai, Isaburo. Observations on the somatic segregation in soy beans. Jap. Jour. of Botany 2: 63—69. 1924.
- De Vries, Hugo. Species and Varieties: their origin by mutation. 2nd ed. XVIII — 847 pp. Chicago: Open Court Pub. Co. 1905.
- The mutation theory. Vol. 2, VIII — 683 pp. Chicago: Open Court. Pub. Co., 1910.

Die natürliche Auslese bei der Ausbreitung von Familienstämmen und Menschentypen

Ludwig Flügge

Berlin

I.

Seit Darwin, Spencer und Ammon ist es uns deutlich bewußt, was schon Goethe erkannt hatte,

daß das Menschenleben ebenso wie jedes andere Leben in der Natur auch dort, wo die Kräfte nicht direkt aufeinanderstoßen, ein ständiger Kampf ist, wo der Sieg „nach ewigen, strengen, gerechten Gesetzen“ dem Tauglichsten zufällt und die Belange des Individuums ausnahmslos solange zurücktreten müssen, als nicht die Gattung zerfällt.

Jede Zelle organischen Lebens kämpft irgendwie um Ernährung und Fortpflanzung.

Freilich wird das Bild dieses grandiosen Kampfes uns dadurch verdunkelt, daß jener Kampf fast stets ein indirekter ist, vor allem bei Tier und Pflanze. Man denke an Humboldts Schilderungen aus dem Gebiet des Amazonas. Nur solches Leben kann sich behaupten, das mit Nahrung und Wärme hinreichend versorgt ist und nicht von stärkeren Leben verdrängt oder überschattet wird. Die Beuteltiere Australiens verfallen vorzugsweise deshalb der Dezimierung, weil Kaninchen und andere höhere Säugetiere ihnen die Nahrung wegfressen. In gleicher Weise wird dem Menschen der Jäger- und Sammlerstufe die Existenz unmöglich gemacht, sobald der weiße Mann kommt und dem Lande eine höhere Form der Wirtschaft aufprägt.

Gegenüber diesen zahllosen Erscheinungen des indirekten Daseinskampfes ist es eine Ausnahme, daß bei den höheren Formen des organischen Lebens gelegentlich einzelne Individuen oder soziale Gruppen auf direkte Weise um Leben und Tod oder um Befruchtung des Weib-

chens kämpfen. Auch bei Menschen waren die direkten Wirkungen, die Kriege und Einzelkämpfe in demographischer Hinsicht verursachten, stets weit weniger umfangreich als die indirekten. Nur vorübergehend wurde dies Bild auf kurze Zeit verdunkelt oder scheinbar verdunkelt. Hunger und Seuchen, nicht zuletzt auch die allgemeine Entmutigung und die vielfache Zuchtlosigkeit, die aus gedrückter politischer Lage hervorgehen, hindern die Ausbreitung und Erhaltung der Familienstämme weit mehr als eine hohe Blutsteuer, die ein biologisch gesundes Geschlecht sehr wohl vertragen kann.

Gleichwohl bemerken wir,

daß im Verlauf der organischen und der menschlichen Entwicklung die Quote der im direkten Daseinskampfe Erledigten ansteigen und die gleichwohl überwiegende Quote der indirekten Auslesevorgänge langsam abzusinken scheint.

Der direkte und der fast direkte Daseinskampf wird um so härter, je dichter die Menschen wohnen und je enger der Nahrungsspielraum ist. Als Abschwächung, aber nur als Abschwächung dieser Grundtendenz unserer Entwicklung, entstehen die moralischen und ästhetischen Tendenzen, die mit großem Einzelerfolg bemüht sind, das wilde Spiel der Kräfte zu mäßigen und den direkten Daseinskampf durch den indirekten zu ersetzen. Durch solche Hemmung steigen die Spannkkräfte. Auch der direkte Daseinskampf nimmt höhere Formen an, statt Mord und Schlägerei gab es lange Zeit unter den gebildeten Europäern das Duell. Im Weltkrieg sahen wir, wie die Menschentötung größtenteils mit Maschinen bewirkt und gewissermaßen rationalisiert wurde. Gleichwohl aber wird mit zunehmender Demokratisierung aller Länder und mit dem Absinken der Monarchie die Weltgeschichte immer blutiger. Der letzte große Krieg bot uns das Schauspiel, daß, nicht nur in absoluten Zahlen, sondern auch gemessen am Ausmaß der Bevölkerung, ein größerer Bruchteil der erwachsenen Männer auf dem Schlachtfeld zu Tode kam, als jemals seit dem Dreißigjährigen Kriege. Durch innere Umwälzungen aber ist wohl auch relativ seit unvordenklichen Zeiten keine so große Menschenmenge zu Tode gekommen, wie in unserer Generation in Rußland und seinen Nachbarländern. In Deutschland aber würden wahrscheinlich mindestens zirka 4 vom Tausend oder etwa 280 000 Menschen jährlich mehr geboren werden, wenn der Krieg nicht den Geburtenrückgang beschleunigt hätte. Sie machen in den vergangenen neun Jahren etwa halb soviel aus wie die Zahl unserer Gefallenen. Wenn man den Geburtenausfall während des Krieges mit $2\frac{1}{2}$ Millionen und anderer-

seits die zirka 800 000 Opfer des Hungerkrieges hinzurechnet, so ergibt sich, daß der Weltkrieg für Deutschland über dreimal soviel indirekte Opfer als direkte Opfer gefordert hat, und durch künftige Fortentwicklung wird diese Relation sich noch erhöhen.

Als zweiter Hauptfaktor der Auslese erscheinen neben den exogenen die endogenen Ursachen. Auch sie scheinen um so stärker hervorzutreten, je weiter die Entwicklung fortschreitet und in der Verfeinerung (Differenzierung) wie in der Abhärtung (Immunisierung) der Individuen größere Unterschiede herbeiführt. Kultur ist stets ein Hindernis der natürlichen Auslese, vor allem in ihren späteren Stadien, und hiermit hängt es zusammen,

daß es absolut und relativ um so mehr defekte und nur dank besonderer sozialer Verhältnisse und Einrichtungen lebensfähige Individuen gibt, je höher der Sozialorganismus entwickelt ist.

Hier ist vor allem der Nährboden für Seuchen verschiedenster, wenn man will, auch psychischer Art, die zu Zeiten verheerend hereinbrachen und ohne den hohen Stand unserer sanitären Einrichtungen auch das gegenwärtige Europa in größtem Umfang verheeren würden. Die Infektionskrankheiten spielen bei den Sammlern und Nomaden, solange die Berührung mit höher kultivierten Völkern nicht stattfindet, keine wesentliche Rolle, auch bei den reinen Bauernvölkern ist es bis zur Ausbildung der modernen Verkehrsmittel wohl nicht viel anders. Organische Minderwertigkeiten und Störungen in den elementaren Funktionen der Psyche führen im natürlichen Zustand die Ausmerzung des Individuums rasch herbei und vererben sich deshalb wohl nur relativ wenig.

Je weniger nun Kriege und Krankheiten der menschlichen Ausbreitung ein Ziel setzen, desto mehr tritt die dritte der apokalyptischen Plagen in Erscheinung: der Hunger. Die Begrenzung des Nahrungsspielraums hat in ruhigen Verhältnissen je und je die Zahl der Menschen reguliert, indem sie zugleich für die Kriege und teilweise für das Hereinbrechen der Seuchen mittelbare Veranlassung war. Hier erkennen wir denjenigen Auslesefaktor, der zwar im Kulturleben manchmal weniger eklatant hervortritt, aber doch eigentlich der primäre ist. Auch in der Tier- und Pflanzenwelt, soweit der Mensch nicht eingreift, bestimmt dies Moment ganz überwiegend die Ausbreitung bzw. Nichtausbreitung der einzelnen organischen Formen, und zwar um so mehr, je weniger jene Formen entwickelt und je unbeweglicher sie sind. (Die rapide Ausbreitung einzelner Nagetiere, wie Ratte, Hase, Kaninchen, wurde erst da-

durch möglich, daß der Mensch eine „künstliche Steppe“ geschaffen hat (Heck).

Auch unter der menschlichen Gattung, soweit sie die Seßhaftigkeit noch nicht erreicht hat, erscheint der Mangel an Nahrung als wichtiger Faktor der Auslese und der numerischen Regulierung. Er bewirkt einen gewissen Beharrungszustand bei Abbremsung der überschüssigen Lebenskräfte. Wie im Urwald die Vegetation und das Tierleben im allgemeinen nur insofern Fortschritte oder Rückschritte macht, als im Verlauf langer Zeiträume etwa das Klima sich ändert, so reguliert bei den Naturvölkern der Bevölkerungsstand sich einerseits durch hohe Sterblichkeit der Kinder, anderseits durch Aussetzung der Neugeborenen und durch Abtreibung. Diese Agenzien sind normalerweise weit wichtiger als die kriegerischen Vorgänge und die daraus hervorgehenden indirekten Wirkungen, die den Stand der Bevölkerung beeinflussen.

Auch bei höher entwickelter Lebensform und in geordneten Verhältnissen, wo es keine Hungersnöte gab, war die Begrenztheit des Nahrungsspielraums je und je, wenn nicht der augenfälligste, so doch der wichtigste Faktor. Sie führt mancherlei Einrichtungen und tatsächliche Zustände herbei, die bei sehr mannigfaltiger Form gleichwohl im rassenbiologischen Sinne dieselbe Funktion haben.

In der babylonischen Kultur und bei den Azteken erfahren wir von massenhaften Menschenopfern, während bei den Primitiven derartige Akte ungewöhnlich sind und auf den Stand der Bevölkerung keinen wesentlichen Einfluß haben. Bei Ariern und Chinesen, anscheinend auch im alten Ägypten, wurde die Zahl der Bevölkerung vorzugsweise durch Aussetzung vieler Neugeborenen reguliert.

Die abendländische Kultur ist weit mehr als andere Kulturen auf geschlechtlicher Enthaltsamkeit aufgebaut und in ihrem Fortbestand davon abhängig, denn auf dem semen retentum beruhen unsere geistigen Kräfte. Der Zölibat von Priestern und Mönchen erreichte im hohen Mittelalter und erreicht noch heute in manchen Ländern einen erheblichen Umfang. Als Einrichtung hätte er sich nicht durch sechzehn Jahrhunderte behaupten können, wenn nicht viele starke Persönlichkeiten ihn strikt innegehalten hätten. Rassenbiologisch wirkte er auch in den zahlreichen Fällen der *cohabitatio infecunda*.

Die Ehelosigkeit der Priester, Nonnen und Mönche wird als geburtenhinderndes Moment ergänzt durch den weltlichen Zölibat, der allerdings an kein Keuschheitsgelübde gebunden, gleichwohl aber namentlich bei der nordische Rasse vielfach mit wirklicher langjähriger Enthaltsam-

keit verbunden ist. Man denke nicht nur an die lange Zeit übliche Ehelosigkeit der nachgeborenen Söhne und vieler Töchter aus den Adelsfamilien, sondern auch z. B. an die häufige Erscheinung der „Öhmer“ auf den westfälischen Bauernhöfen. Wo Sitte und Lebensmilieu günstig sind, vermag namentlich der in freier Luft bei knapper Ernährung körperlich arbeitende Mensch in hohem Maße den Geschlechtstrieb abzubremsen, Priester und Gelehrte vermögen dies in vielen Fällen noch mehr. An unseren Haustieren, z. B. am Hunde, zeigt sich, wie sehr die Erziehung ohne schädliche Nebenwirkung den Geschlechtstrieb fast lebenslänglich inhibieren kann. Man darf den normalen Sexualtrieb des Menschen keineswegs nach den erotischen Spannungszuständen des 20. Jahrhunderts beurteilen. Von extremen Fällen abgesehen, kann man im allgemeinen sagen, daß straffe Sexualdisziplin und langjährige Unterdrückung des Geschlechtstriebes die Fruchtbarkeit eines Volkes oder einer Volksschicht (Sozialgruppe) begünstigt und günstige Bedingungen für das Überdauern und die Ausbreitung solcher Familienstämme schafft. Umgekehrt führt sexuelle luxurisa regelmäßig zur Eliminierung der Familienstämme, die einerseits auf den Südseeinseln, anderseits in den westlichen Stadtvierteln der drei europäischen Weltstädte mit besonderer Deutlichkeit hervortritt¹⁾.

Die Ursachen für die regelmäßige Unfruchtbarkeit zügelloser Frauen sind sehr mannigfaltig, doch tritt neben den venerischen Krankheiten, die vor der Renaissance anscheinend keine große Rolle gespielt haben, die Geburtenprävention bei Ausübung des Geschlechtsverkehrs mehr und mehr in den Vordergrund. Die Erfindung des Präservativs vor reichlich einem Menschenalter, die weit rascher als die meisten technischen und medizinischen Ideen sich durchsetzte, war von größter weltgeschichtlicher Bedeutung und muß deshalb auch an dieser Stelle besprochen werden. Die kritische Lage der weißen Völker, der nordischen Rasse und der jüdischen Sekundärrasse²⁾ hängt größtenteils hiermit zusammen. Anderseits liegt ein wichtiges selektorisches Moment darin, daß heute vorwiegend diejenigen Eltern sich fortpflanzen, bei denen der Wille zum Kinde besonders stark ist.

Die grausigste Form, in der die Begrenzung des Nahrungsspielraums

¹⁾ Dies habe ich 1926 auf dem Kongreß für Sexualwissenschaft näher dargelegt.

²⁾ Mit diesem Ausdruck soll gesagt sein, daß die Juden zwar keine anthropologische Einheit, wohl aber einen Inzuchtkreis darstellen, in dem ein erhebliches Maß seelischer Homogenität seit ca. drei Jahrtausenden sich herausgebildet hat.

auf die Gestaltung menschlicher Verhältnisse sich auswirkt, ist die künstliche Unterbrechung der Schwangerschaft. Sie kann als Massenerscheinung nur aufkommen unter Völkern, die von der biogenetischen Leitlinie erheblich abgewichen sind, sei es unter den zurückgebliebenen, sei es unter den kulturell führenden Völkern, als Folge von Kapitalismus und Sozialismus, die beide im Grunde dasselbe bedeuten, als Wirkung einer naturwidrigen Rationalisierung des Liebeslebens, die allen normalen Instinkten der menschlichen Seele widerspricht. Extremere Rationalismus vermindert aus mancherlei Ursachen die menschliche Fruchtbarkeit, er wirkt, anders als die sexuelle Disziplin, stark abschwächend auf die libido beider Geschlechter. Wenn nun die im Sinne des Rationalismus extrem domestizierten Menschen, z. B. auch die hochbezahlten Arbeiter der feinmechanischen Branche oder die modernen Industriekapitäne, z. B. die Bolschewistenführer, aus der einen oder anderen Ursache für die Fortpflanzung fast ausscheiden, so kann in dem allen das selektorische Moment nicht verkannt werden. In allen jenen Fällen handelt es sich um die generative Ausscheidung der seelisch schwächeren, mögen auch einzelne von ihnen geistig und energetisch auf einer sehr hohen Stufe stehen.

Vielleicht hängt es auch irgendwie mit seelischen Momenten zusammen, daß die Empfänglichkeit für venerische Ansteckungen sehr ungleichmäßig ist, wie keiner verkennen kann. Ebenso ist die unterschiedliche Gesinnung bei Auswahl der sexuellen Partner und die unterschiedliche Vorsicht bei Vermeidungen der Infektion und bei frühzeitiger Abwendung ihrer Folgen ein selektorisches Moment psychischen Charakters, dessen hohe Bedeutung für das Aussterben oder Fortleben der Familien offenkundig zutage tritt. Auch die Ausbreitung der venerischen Krankheiten hängt mit dem begrenzten Nahrungsspielraum der Völker aufs engste zusammen. Wir sehen also, daß dieser in einer Fülle sehr mannigfaltiger Erscheinungen geburtenhindernd und spannungssteigernd sich geltend macht. Er ruft eine Fülle bedauerlicher Einzelerscheinungen hervor. Letzten Endes aber wird durch dieses alles die Auslese gesteigert und damit das Niveau der Menschheit an Gesundheit und an Qualität solange erhöht, als nicht in Zeiten kulturellen Verfalls in der Gesamtheit der Auslesefaktoren eine ungesunde Verschiebung eintritt, die Otto Seeck in seinem „Untergang der antiken Welt“ als Ausrottung der Besten bezeichnet.

Nach diesem Überblick über die Faktoren der menschlichen Auslese wollen wir im Folgenden betrachten, wie diese Faktoren in unterschied-

licher Weise auf die einzelnen Sozialgruppen wirken. Allerdings verbietet der Rahmen dieses Vortrags fast an jeder Stelle eine umständliche Beweisführung, doch stehe ich zur Widerlegung auftauchender Bedenken in der Diskussion und auch privatim zur Verfügung.

II.

Nachdem wir nun die Hauptfaktoren der menschlichen Auslese mit einem kurzen Blick überschaut haben, wollen wir weiter betrachten, inwieweit die verschiedenen Zeitalter und Völkertypen und innerhalb der Nationen die nach Arbeitsform und Denkweise mannigfach unterschiedenen sozialen Gruppen auf jene Faktoren der Auslese unterschiedlich reagieren.

Nur ausnahmsweise in der Weltgeschichte ist der Nahrungsspielraum reichlich, nämlich dann, wenn ein bewohnbarer, aber bisher kaum bewohnter Teil der Erde für die landwirtschaftliche Benutzung erschlossen, oder wenn eine Form der Nahrungsmittelgewinnung eingeführt wird, wodurch der Nahrungsspielraum sich erheblich erweitert. Mitteleuropa erlebte bis zu Beginn des hohen Mittelalters und wiederum zwischen Napoleon und dem Weltkriege ein derartiges Stadium. Noch augenfälliger zeigt das rasche Anwachsen der Bevölkerung bei fast unbegrenztem Nahrungsspielraum sich an den Familien der pilgrim fathers, der ersten Siedler auf nordamerikanischem Boden, und bei den Boeren in Südafrika, wo in einem Falle Dutzende von Millionen, im anderen Hunderttausende von wenigen Familien in männlicher oder in weiblicher Linie abstammten. In solchen Fällen erreicht die Zahl der Geburten und auch die der erwachsenen Kinder eine ganz ungewöhnliche Höhe. Für einen Verwaltungsbezirk von Britisch-Indien ist kürzlich eine Geburtenziffer von 96 jährlich auf tausend der Bevölkerung berechnet worden — etwa $3\frac{1}{2}$ mal soviel als gegenwärtig in Deutschland und etwa $7\frac{1}{2}$ mal soviel als in Berlin. Bei den Rehobother Bastards hat Eugen Fischer vor etwa 20 Jahren für jede Ehe durchschnittlich 7 Kinder festgestellt. Ähnliche Ziffern finden wir auch bei den katholischen Majoratsherren in Westfalen, doch liegt der Unterschied darin, daß in einem menschenleeren Lande auch die nachgeborenen Söhne sich wiederum in ähnlichem Umfang fortpflanzen und dort ungefähr jedes Mädchen zur Ehe gelangt.

Wenn nun der Nahrungsspielraum reichlich ist, oder doch in einem Lande sich ausweitete, dessen agrarische Bevölkerung nahezu den Sättigungspunkt erreicht hat, so wird der Daseinskampf für einen gewissen Zeitraum sehr gemildert. Die Akte roher Gewalt werden

seltener (*treuga dei*), seltener auch das fruchtlose Sichverzehren von Menschen, denen es an Spielraum zur Ausnutzung ihrer Kräfte fehlt. Die menschlichen Triebe und Kräfte veredeln sich, und vor allem steigen die Möglichkeiten, wodurch eine höhere Form von menschlicher Tatkraft und Geisteskraft im sozialen Zusammenleben sich auswirken kann. (Dies hat Spengler namentlich bei Beurteilung des 19. Jahrhunderts erkannt, indem er das Ansinken der höchsten geistigen Gipfelercheinungen einseitig zum Maßstab der Kultur machte.) Die Richtung der geistigen und tätigen Kräfte und die Gesinnung der Gemüter ist aber bei gemildertem Daseinskampf weit harmonischer und mehr auf das Wohl des Ganzen gerichtet. Auch die überragenden Persönlichkeiten empfinden und handeln mehr nach Rücksichten des Gesamtwohls, als der naturgegebene Gegensatz zwischen den Führernaturen und dem Gros der aufrechten Persönlichkeiten es sonst möglich macht. Darum sind die Zeiten mit erweitertem Nahrungsspielraum im Familienleben und im öffentlichen Leben die glücklichsten Epochen der Weltgeschichte.

Allerdings ist jene Milderung des Daseinskampfes durch jenen Faust, der vom Meere ein Stück Land abgewinnt, im Grunde den heiligen Gesetzen der Natur entgegen und darum folgt auf solche Sonnenzeiten der Menschheitsentwicklung regelmäßig eine besonders dunkle Zeit, zunächst eine gewisse Verweichlichung, ein buchstäbliches und bildliches Erschlaffen der Organe und Muskeln, gewissermaßen eine Umbildung der Zweckformen zu Zierformen, wie sie bei den Ammoniten des späten Mesozoikums, und auch schon in der Wilhelminischen Zeit in manchen Gewohnheiten der *jeunesse dorée* hervortrat, ein Nachlassen der straffen Zucht im dreizehnten wie im zwanzigsten Jahrhundert. Bald dahinter kommt dann die Rohheit des dunklen Mittelalters. Je und je gab es einzelne solche Erscheinungen, auch um 1150 und 1820, aber erst durch ihre Häufung leidet der Kulturorganismus als Ganzes. Im gegenwärtigen Europa und auch im industriellen Teil von Amerika vermindert in der letzten Gegenwart sich offensichtlich jener Überschuß an Lebensenergie, auf dem die räumliche Ausbreitung der Kultur und auch ihr qualitativer Fortschritt beruht. Am Ausgang der Kulturepochen ist einer besonders großen Anzahl von höher geformten Menschen die gemeinnützige Auswirkung ihrer Kräfte versagt, ebenso wie auch die Zahl der *coelibes et orbi* in jenen Zeiten besonders groß ist. Allmählich aber tritt im Zwischenstadium der Kulturen und in der „Zivilisation“ (Spengler) zwischen Produktion und Emanation der Energien wieder mehr ein Zustand des Quasigleichgewichts ein, ein *status vegetativus*, und die Welle der Kulturbewegung

zerrinnt, ohne daß die technischen und ökonomischen Möglichkeiten, die nach dem Wissen der Zeit gegeben waren, auch nur halbwegs bis an die Grenze des Möglichen ausgenutzt wären. Von den Familien aber, die im prägnanten Sinne des Wortes Kulturträger waren und besonders von denen, die als aktive Repräsentanten der Kultur hervorgetreten sind, scheinen nur relativ wenige den Kulturzerfall zu überdauern¹⁾.

III.

Während dies alles einem erheblichen Teil der gelehrten und gebildeten Zeitgenossen mehr oder weniger deutlich bewußt ist, haben jene rassenbiologischen Einzelvorgänge, die innerhalb der Völker im Verlauf einer Kulturbewegung sich abspielen, bisher weniger Beachtung und vor allem weniger Auswertung gefunden. Völker als lingustische Einheiten und als biologische Aggregate existieren im Zustand des „Daseins“ unendlich lange, im Zustand des „Wachseins“ durch viele Jahrhunderte oder auch Jahrtausende. Es wechselt aber im Volkskörper die Struktur langsamer als die Materie. Wenn man das Blühen und Vergehen der Völker biologisch betrachtet, so verschwinden diese offenbar rascher, als den meisten Historikern bewußt ist. In der „Frühzeit“ der „Spätzeit“ und der „Zivilisation“ haben jedesmal recht verschiedene Elemente den Pulsschlag des nationalen und des übernationalen Lebens bestimmt, deutlich gesondert nach Rasse und regionalem Ursprung und darum auch in der Mentalität stärker verschieden, als der zeitliche Zeitabstand dies *ceteris paribus* bewirkt hätte. Die Kultur des hohen Mittelalters wurde vorzugsweise vom Adel getragen, sie wurzelt in ihren wichtigsten Keimen südlich vom 51. Breitengrad. In der Spätzeit bemerken wir die meisten und wichtigsten Kulturphänome nördlich von jener Linie, wobei allerdings die Gegend um Paris eine Ausnahme bildet. Die treibenden Kräfte gehören eigentlich schon seit dem 14. Jahrhundert überwiegend dem gebildeten Bürgertum, keineswegs aber jenen Geschlechtern an, die im hohen Mittelalter an führender Stelle standen. Die Zivilisation aber scheint die hauptsächlichlichen Impulse von Familienstämmen zu empfangen, die dem Kulturgebiet der Spätzeit weder innerlich noch regional angehörten²⁾.

¹⁾ Vgl. Kekulés Berechnungen über das Aussterben der meisten Ministerialen und sehr vieler Hochadelsgeschlechter zwischen ca. 1200 und 1350.

²⁾ Spenglers großes Werk wäre weniger einseitig und darum auch weniger angefochten, wenn er nicht an der organischen Naturwissenschaft und insbesondere an der Rassenbiologie fast gänzlich vorbeigegangen wäre.

In der Gegenwart ist der Verbrauch nicht nur von Einzelmenschen, sondern auch von Volksschichten und gewissermaßen von ganzen Völkern wohl stärker als jemals in der Weltgeschichte. Nach allen Anzeichen werden Amerika und Japan rasch daran zugrundegehen.

Weit schneller aber, als das Blühen und Vergehen der Rassen und Völker, vollzieht der gleiche Lebensprozeß sich bei den einzelnen Familien. Im Volksmunde gilt das Sprichwort, daß das erworbene Vermögen selten auf den dritten Erben kommt. Wo eine Familie aus dem Dunkel des Unbekannten aufsteigt, da sind selten mehr als zwei Generationen lebenskräftig. In der dritten, wenn nicht früher, erfolgt regelmäßig ein rascher Abstieg, der manchmal mit sympathischer Verfeinerung einzelner einseitiger Qualitäten verbunden ist und dann starke tragische Kontraste hervorruft. Die Erschöpfung der Lebenskräfte tritt vor allem darin hervor, daß gegenüber dem starken Schwung, der zur Erreichung überdurchschnittlicher Ziele notwendig ist, die Hemmungen im Inneren und Äußeren zu gering werden, die der Entfernung von Normalen und Durchschnittmäßigen sonst entgegenstehen. Im hohen Fluß der Gedanken und des Tatwillens entfernt fast jeder Familienstamm sich irgendwie von der biogenetischen Leitlinie.

Solches Minus an Hemmungen aber bedeutet höchste biologische Gefahr. Der tausendjährige Rosenstock zu Hildesheim wäre längst abgestorben, wenn man ihn nicht ständig geschnitten hätte.

Warmes Klima läßt im Tier- wie im Menschenleben die Vitalität in gewissem Sinne erschlaffen, so daß fortwährend neue Arten und Subspecies aus dem kalten Norden in die heißeren Klimate nachströmen¹⁾.

Beim Menschen aber entsteht, wenn er zu Reichtum und Ansehen gekommen ist, hingegen nur in einer bescheidenen Sphäre gegenüber den Gefahren des Lebens einigermaßen assimiliert ist, regelmäßig eine starke Luxuria, eine Maßlosigkeit im Lebensgenuß, auch wohl eine maßstablose Überheblichkeit im Selbstgefühl, und an dieser Luxuria gehen namentlich in heutiger Zeit die meisten Familien rasch zugrunde, die zu Reichtum und höherer Lebensform gelangt sind.

¹⁾ Hierüber bereite ich eine besondere Veröffentlichung vor. Das Ursprungsgebiet der nordischen Rasse ist vielleicht auch im Pflanzen- und Tierleben stets vorzugsweise Entstehungsort neuer und höher organisierter Formen. Offenbar ist in den Tropen für das gesamte organische Leben die natürliche Auslese weniger scharf. Daher die stammesgeschichtliche Altertümlichkeit, die Mannigfaltigkeit, die Vornehmheit und das besondere Luxurieren der tierischen und pflanzlichen Formen.

Daneben bewirkt die höhere Differenzierung in den kulturell führenden Familien nicht selten auch dann eine gewisse Entartung, wo keine wesentliche Luxuria vorgefallen oder jedenfalls für jene Entartung nicht causal geworden ist. Höhere künstlerische oder höhere energetische Leistung vollzieht sich selten, ohne daß irgend ein pathologisches Moment dabei Mitursache ist. Nur aus dem Trauma entsteht jene Anspannung aller Kräfte für ein hohes Ziel, die zum Schaffen jener Menschen, die im Sinne des Schillerschen Gedichts Künstler sind und ebenso auch zur großen Tat des Kriegers, des Politikers und des Wirtschaftlers notwendig sind. Solches Streben zur Erfüllung großer Aufgaben wirkt aber oft in derselben Weise zehrend auf die Lebenskräfte wie irgend eine Luxuria in der Sphäre des gewöhnlichen Trieblebens. Die große Bedeutung, die den Hystrophilen, d. h. den zur Hysterie veranlagten Männern und Frauen in der Weltgeschichte und auch im sozialen Leben der Gegenwart zukommt, habe ich an anderer Stelle ausführlich erörtert. (Vgl. meinen Essay „Psychoanalyse und hysterophiles Genie“ in „Rassenhygiene und Sexualethik“.)

IV.

Aus dem Vorstehenden folgt, daß vor allem diejenigen Individuen in generativer Hinsicht unzulänglich sind und diejenigen Familienstämme im Kulturorganismus sich aufzehren, die einen erheblichen Kraftüberschuß nach Belieben verwenden können. Es ist eine alte Wahrheit, daß Kultur zehrt und Reichtum biologisch gefährlich ist. Andererseits aber tritt auch die Tatsache ganz augenfällig hervor, daß die Familien jenen Gefahren der höheren Lebensform nur in sehr unterschiedlicher Weise erliegen, in einzelnen Fällen aber auch an höchst gefährlicher Stelle eine erstaunliche Lebenskraft beweisen und auch in hochdifferenzierter Lebensform ausnahmsweise durch zahlreiche Generationen fortblühen.

Aus Untersuchungen über die Lebensdauer der Familien ergibt sich auf exaktem Wege, daß der Adel im letzten Jahrtausend eine rassenbiologische Sonderstellung behauptet hat. Es ist ein billiger Einwand, daß zu allen Zeiten bei zahlreichen Einzelpersonlichkeiten adligen Namens je biologische Sonderqualität keineswegs hervorgetreten ist. Auch bei diesem zeigt sich in der Regel zu mindestens in einzelnen Eigenschaften ein unverkennbares Plus an innerer Balance. Hiermit hängt jene Maßhaltigkeit auch im energischen Handeln und jener bon sens zusammen, die bisher bewirkt haben, daß die adligen Familien und insbesondere der Uradel und der hohe Adel in einem Kulturmilieu sich behaupteten, wo die bürgerlichen Familien nach wenig Ge-

schlechterfolgen ganz überwiegend ausstarben. Insbesondere aber gingen die bürgerlichen und die neu geadelten Geschlechter dann regelmäßig zugrunde, wenn sie in ein Lebensmilieu gelangten, das der adligen Sphäre entsprach und für den Daseinskampf viele Erleichterungen hat. Es mag auch beim Adel und bei den höchsten Geschlechtern die Mehrzahl der Persönlichkeiten insofern ein generatives Minus gezeigt haben, als wohlbeschaffene Urenkel ihnen namentlich im Mannesstamme versagt blieben. Im Bürgertum und insbesondere in den neuaufgestiegenen Familien aber sind auch die Besten und Normalsten fast sämtlich in dieser Lage, und aus diesem Grunde kann man, wie man auch sonst zum Adel steht, ihm eine besondere Immunität gegenüber den Gefahren des Lebens unmöglich absprechen.

Für die Jahre 1898 bis 1913 habe ich die Geburtenziffer des Adels auf Grund der Gothaer Taschenbücher berechnet. Sie war in jener Zeit bei den einzelnen Kategorien des Uradels, des älteren Briefadels und des neueren Briefadels um so größer, je älter der Stammbaum und je höher der Adelsrang war. Vor Beginn der industriellen Ära ist die Geburtenziffer des Adels hinter jener der gesamten Nation anscheinend nur unwesentlich zurückgeblieben.

Allerdings zeigt gerade der biologische Gesichtspunkt und die statistische Betrachtungsweise, daß Adel als rassenbiologisches Sonderphänomen ein relativer und kein absoluter Begriff ist. Wir berührten bereits die Tatsache, daß nicht nur unter den Einzelpersonlichkeiten, sondern auch hinsichtlich ganzer Familien und Familienzweige vieles uradlige Blut und sehr viel Briefadel an jener rassenbiologischen Vorzugsqualität keineswegs Anteil hat. Andererseits hat auch eine gewisse Anzahl von Geschlechtern bürgerlichen Namens — freilich als seltene Ausnahme innerhalb des gesamten Bürgertums — durch viele Jahrhunderte oder in anderen Fällen doch durch viele Generationen den Gefahren des Lebens in der höheren Sphäre und dem Wechsel der Zeitverhältnisse widerstanden. Auch sie sind gegen jene Gefahren gestählt, wenn auch durchweg nicht in gleichem Maße wie der Adel und vor allem der Uradel.

Die Gesamtheit jener Geschlechter, die durch mehr als drei Generationen in der höheren Sphäre sich behauptet haben, nenne ich „immunisierte Familien“. Gerade dann, wenn man den Adel mit dem immunisierten Bürgertum zusammennimmt, tritt unverkennbar hervor, wieviel jene Familien je und je für die Gesamtheit geleistet haben. Sie haben hüben und drüben gefochten, mancher von ihnen hat für den Fortschritt, andere haben für die Erhaltung des Bestehenden gekämpft. Es soll

keineswegs behauptet werden, daß die feinsten Köpfe und die stärksten Persönlichkeiten immer aus ihren Reihen hervorgegangen sind, vielmehr scheint es, daß die ungewöhnlichen Leistungen regelmäßig auf irgend einer sozialen Mischung beruhen, indem die nicht ungefährliche Kreuzung zwischen altem und neuem Blut in einzelnen Fällen die Erzeugung und Entwicklung einer genialen Persönlichkeit begünstigt.

Allerdings scheint es, daß auch für die immunisierten Geschlechter in der großstädtischen Sphäre die gesunde Fortpflanzung außerordentlich erschwert ist. Ländliche Wohnweise und irgend eine Form von ernst empfundener Religion oder Metaphysik sind als mitwirkende Faktoren der Immunisierung anscheinend unentbehrlich. Selbstverständlich ist rassenbiologische Immunisierung im Grunde ein relativer Begriff. Aber der unterschiedliche Festigkeitsgrad der Familien gegenüber ungünstigen Einwirkungen hat für den Aufbau, den Fortbestand der Kultur, die größte Bedeutung.

V.

Auch außerhalb des Phänomens der Immunisierung in kulturell höherer Sphäre ist die Religion für den Lebensprozeß der Völker und die Ausbreitung der Familienstämme außerordentlich wichtig. Benjamin Kidd hat darauf hingewiesen, daß das frömmste Volk nach den Gesetzen der natürlichen Auslese die anderen überdauern muß.

Vom 17. bis über die Mitte des 19. Jahrhunderts strömten von den protestantischen Kirchen und Sekten, wo „jeder sittlich wie ein Mönch leben mußte“ (Max Weber), die überlegenen sittlichen, geistigen und tätigen Kräfte aus. In unserer Generation aber und vielleicht schon seit dem sogenannten Kulturkampf ist im konfessionell gemischten Mitteleuropa die biologische Überlegenheit des katholischen Volksteils unverkennbar. Auch Gruber und Lenz haben darauf hingewiesen. Sie ist vorläufig noch im Zunehmen und wird vielleicht dahin führen, daß die ehemals rein protestantischen Städte im südwestlichen Deutschland mehr und mehr katholisch werden. Auch in den Niederlanden und in den U. S. A. vollziehen sich ähnliche Vorgänge, während die protestantischen Minoritäten im ehemaligen Österreich infolge Rassenselbstmord mehr und mehr an Bedeutung zu verlieren scheinen.

VI.

Weiter ist es ganz auffallend, daß namentlich seit Beginn der industriellen Ära überall dort, wo nordische und ostische Bevölkerung ge-

mischt sitzen, das ostische Element sich stärker vermehrt. Ich habe jene Dinge und ihre psychologischen Ursachen in mehreren Monographien behandelt, die noch nicht veröffentlicht sind. Offenbar setzt die nordische Rasse jener Rationalisierung und Entseelung aller Vorrichtungen, die seit Einführung der Dampfmaschine sich immer mehr herausbilden, stärkeren Widerstand entgegen als die Mischtypen, bei denen die psychologische Reaktionszeit vielfach rascher, die Festigkeit geringer und das Vermögen zur Anspannung größer ist. Infolgedessen erscheinen jene Elemente für viele niederen und höheren Verrichtungen in Handel und gewerblicher Produktion als bequemer verwendbar und zwar um so mehr, je mehr die unbeirrbare Pflichttreue durch Kontroll-einrichtungen verschiedenster Art gewissermaßen ersetzt wird. Auch in der Landwirtschaft und im öffentlichen Dienst machen ähnliche Erscheinungen sich bemerkbar, wenngleich hier der Lebensspielraum des nordischen Elements noch relativ günstiger ist. Die Verhältnisse gestalten sich um so schwieriger, je mehr Zentralisierung und Schematismus in Verwaltung und Wirtschaft fortschreitet.

Nur ein Moment kommt den nordischen Menschen zugute, das im demokratischen Gemeinwesen immer größere Bedeutung gewinnt: regelmäßig ihr Plus an äußerer Erscheinung und an Werbebegabung. Gewichtige Gründe sprechen für die verminderte Verwendbarkeit der nordischen Rasse im Rahmen der heutigen Arbeits- und Wirtschaftsformen, aber kein Mensch behauptet, daß irgend ein Rassentyp dem europäischen an edler, kraftvoller, harmonischer und gewissermaßen, vornehmer Erscheinung gleichkomme. Wo gelegentlich das Gegenteil hervortritt, handelt es sich stets nur um individuelle Ausnahmen oder vielleicht um den Seltenheitswert des Fremdartigen. Jenes ästhetische Plus mag für die Zukunft der nordischen Rasse sehr wichtig sein. Für die Gegenwart hat es vor allem die Wirkung, daß nordische junge Männer vorzugsweise in Berufe gezogen werden, wo die sozialen Bedingungen für eine reichliche Fortpflanzung besonders günstig sind, z. B. in dem Dienst der Reichswehr und Schupo, während nordische Mädchen leider für jede Form des außerehelichen Verkehrs besonders begehrt sind.

Ich meine, daß der nordischen Rasse nur dadurch geholfen werden kann, daß man die Arbeitsbedingungen und die Einrichtungen des Lebens zum mindesten in allen teutonischen Ländern so gestaltet, daß die nordischen Sonderqualitäten Spielraum zur Auswirkung haben und die nordischen Vorzüge dadurch zur Geltung kommen. Daneben mag die Ausgestaltung der mit konkreten Lebenserscheinungen befaßten

Seelen- und Charakterkunde hier und dort den nordischen Menschen, die *ceteris paribus* fast stets ein Plus an innerer Gediegenheit haben, im Wettbewerb und Daseinskampf zugutekommen. Vorläufig beschränkt der relative Rückgang der nordischen Menschen in den industriellen Ländern sich keineswegs auf die körperlich arbeitende Schicht, sondern kann z. B. auch innerhalb des Adels festgestellt werden, im geistig arbeitenden Bürgertum ist er noch stärker und offenkundiger.

VII.

Bisher hatten wir uns mit der rassenbiologischen Bedeutung solcher Unterschiedlichkeiten beschäftigt, wo Sonderformen der Mentalität durch konkrete Unterschiede der persönlichen Erscheinung erkennbar sind. Es werden aber auch wichtige rassenbiologische Unterschiedlichkeiten durch diejenigen Unterschiedlichkeiten der Mentalität erwirkt, die weniger scharf erfaßbar sind. Neben den wirtschaftlichen Momenten hat noch immer eine harmonische Gestaltung der sozialen Beziehungen von Mensch zu Mensch und insbesondere die wohlgelungene oder weniger gelungene Gestaltung des Liebes- und Ehelebens für den Lebensprozeß der Rasse die größte Bedeutung. Sind Kinder vorhanden, wachsen sie aber in unharmonischen Verhältnissen auf, so werden sie später *ad generandum* weniger tauglich und weniger gewillt sein.

Es sind aber die seelischen Bedingungen für Liebes- und Eheglück um so besser gegeben, je weniger der Mensch von der biologischen Leitlinie abweicht, je näher er in jeder Hinsicht dem gesunden Durchschnitt steht. Wir berührten bereits früher die Tatsache, daß ungewöhnliche Anlagen und Leistungen einer Persönlichkeit regelmäßig mit irgendwelchen Minderqualitäten zusammenhängen, die auf einem anderen Lebensgebiet liegen. Schon Galton erkannte jenes Sparsamkeitsgesetz der Natur. Hiermit hängt es nun zusammen, daß Menschen, deren subjektives Wünschen und deren Kräfte sich in einem Zustand besonderer Spannung befinden, und die, in Abweichung vom menschlichen Durchschnitt, ein besonderes Maß von Kräften auf bestimmte Ziele konzentrieren, regelmäßig an anderer Stelle gewissermaßen ein Vacuum und dadurch irgend ein menschliches Minus haben. Dies ist Mitursache dafür, daß Menschen von höherer Schwungkraft zur Gesamtheit meistens in einem gewissen Gegensatz stehen. Es folgt daraus eine schlechtere Ökonomie in der Auswirkung ihrer Kräfte, und dies ist wiederum Mitursache dafür, daß die ungewöhnlich Begabten an Lebenserfolg oft hinter dem Durchschnitt und namentlich hinter denjenigen zurückstehen, die den Durch-

schnitt nach ihrer inneren Qualität nur mäßig überragen. Wenn nun der Hochbegabte seine Eigenschaften im Leben nicht zur Geltung bringen kann, so wird er schon auf Grund der äußeren Verhältnisse selten eine Familie gründen. Man denke an die einsamen Privatgelehrten und an Caféhausexistenzen der Künstlerwelt.

Noch deutlicher aber als im Kampf um die äußere Lebensstellung erscheint die soziale Problematik der höher Begabten im Liebesleben. Schon Schopenhauer erkannte, daß geistige Sonderqualitäten in der Liebe selten zur Geltung kommen. Insbesondere finden auch geistig hervorragende Frauen in dieser Hinsicht verhältnismäßig wenig Glück und Erfolg.

Dies alles wirkt dahin zusammen, daß

Menschen, in denen irgend eine besondere geistige Spannung liegt, hinsichtlich der Fortpflanzung im Nachteil sind und als abweichende Varianten gerade in unserer Zeit das künftige Geschlecht generativ nur wenig beeinflussen.

Günstiger ist die Lage der Spannungsmenschen in solchen Zeiten, wo im Sozialorganismus sich eine Umwälzung vollzieht, z. B. in der großen Krise, die Deutschland zwischen 1918 und 1924 erlebt hat. Hier kommen manche außerordentlichen Kräfte zur Geltung, sie erlangen raschen Lebenserfolg, sind ersichtlich bemüht, jenen Lebenserfolg in Liebesglück auszunutzen, gründen aber nur in einer Minderzahl der Fälle Familien oder gar starke Familien. Es ist also auch zu Zeiten, wo die Spannungsmenschen gegenüber den mehr harmonisch geformten Menschentypen das größte Plus an Lebenserfolg haben, um ihre Fortpflanzung ziemlich ungünstig bestellt. Wohlbeschaffene Nachkommen sind ein Gnadengeschenk der Vorsehung. Vor allem die Familien pflanzen sich fort, die einerseits an die Zeit sich anpassen, andererseits in der Hingabe an einen neuen, unausgereiften Zeitgedanken erhebliche Zurückhaltung üben. Echtes Heldentum aber wird fast stets mit dem Erlöschen der Stammlinie bezahlt.

VIII.

Dies alles, meine Damen und Herren, gibt Ihnen nur einen kurzen und sehr unvollständigen Überblick über die Perspektiven, die bei rassenbiologischer Betrachtung des Lebens sich eröffnen. Mancherlei Konsequenzen ergeben sich für das Verhalten der Menschen im realen Leben, zugleich aber auch für die Forschung auf denjenigen Gebieten, die bisher von der Geisteswissenschaft ohne naturwissenschaftliche Grundlage erörtert wurden. Die Zeit drängt zur Auswertung, aus-

zuwerten sind vor allem aber Gesichtspunkte des Denkens, und schon deshalb darf nicht damit gewartet werden, bis die Rassenbiologie allgemein anerkannt ist und ihre Thesen durch wissenschaftliche Kleinarbeit bestätigt sind.

Insbesondere sind die politische und Kulturgeschichte unter rassenbiologischem Gesichtspunkt einer wesentlichen Vertiefung fähig. Die Sozialwissenschaft erscheint aber uns als Wissenschaft von jenen biologischen Trieben und Kräften, von denen die Erscheinungen des wirtschaftlichen und sozialen Lebens beherrscht werden. Demgemäß darf sie sich nicht auf das Wirtschaftliche beschränken sondern muß alle jene seelischen Momente eingehend berücksichtigen, von denen die Formen, in denen der Lebensprozeß sich abspielt, und das menschliche Wohlbefinden abhängen (wie Sombart dies begonnen hat).

Rassenhygiene aber erscheint ganz allgemein als Nutzenanwendung jener Betrachtung des Lebens auf die Gestaltung der realen Verhältnisse. Vorwiegend naturwissenschaftlich ist die Denkmethode, naturwissenschaftlich sind auch die genetischen Grundlagen des rassenbiologischen Denkens. Diese Grundlagen sind aber insoweit, als die Rassenbiologie Wichtiges darauf aufbaut, wohl nicht sehr umfangreich, das meiste naturwissenschaftliche Detail tritt für jene Auswertung für absehbare Zeit in den Hintergrund. Auch in dem rassenhygienischen Werk von Professor Lenz nehmen naturwissenschaftliche und insbesondere medizinische Erörterungen nur einen relativ geringen Raum ein (38 Seiten von 337 Seiten).

Im übrigen bewegt sich auch bei ihm die Darstellung der Rassenhygiene in Feststellungen und Erörterungen, die sich mit der tatsächlichen und wünschenswerten Gestaltung des menschlichen Zusammenlebens beschäftigen und hiernach wohl in den Rahmen der Sozialwissenschaft gehören.

Die Rassenhygiene ist angewandte Wissenschaft vom Sozialorganismus, ebenso wie die Medizin angewandte Wissenschaft vom Einzelorganismus ist. Hier liegen die großen Aufgaben der Zukunft, und an dieser Stelle darf daran erinnert werden, daß nach Spengler der gestaltenden Jurisprudenz große künftige Aufgaben noch bevorstehen. Es wird Menschenalter dauern, bis sie halbwegs gelöst sind. Wer zu ihrer Lösung nennenswert beitragen will, muß naturwissenschaftlich denken können, aber er muß auch wissen, daß Naturwissenschaft, soweit er sie braucht, nur die von anderen geschaffene Basis seiner eigenen Arbeiten ist. Demgemäß wird er an passender Stelle sich jener exakten Methode

zu seinem Nutzen bedienen, die vor allem von der Wissenschaft der teutonischen Länder scharf und subtil herausgearbeitet ist, aber er wird auch wissen, daß die wichtige Erkenntnis und die passende Anwendung wissenschaftlich erdachter Hilfsmittel auf das reale Leben ein Gnadengeschenk der Götter ist.

Wenn ihr's nicht fühlt, ihr werdet's nie erjagen.

Wir stehen erst in sehr frühen Anfängen. Aber die Aufgaben, die der Rassenbiologie als einem Teil der Sozialwissenschaft und der Rassenhygiene als angewandter Sozialwissenschaft für die Zukunft winken, sind vor allem deshalb so reizvoll weil sie jene Denkart erwünscht machen, die in der Gegenwart vor allem durch Sombart und mit gewissen Einseitigkeiten durch Spengler in der vorigen Generation vor allem durch Spencer und Mommsen und ehemals durch Carl Gustav Carus verkörpert wurde. Wissenschaft im höheren Sinne ist Synthese von exaktem Erforschen der Einzelheiten und intuitivem Erkennen und Gestalten der großen Linien, das wenigen gegeben und nur durch starke künstlerische Anschauung möglich ist.

Dies wird aber besonders dann Aufgabe, wenn wir den bisher etwas summarisch betrachteten Lebensprozeß der Sozialorganismen in Betrachtung der einzelnen Familienstämme zerlegen und dann vergleichend, zählend, rechnend und schauend betrachten.

Wie alles sich zum Ganzen webt,

Eins in dem andern wirkt und lebt.

On the Heredity of the Blood Groups

Tanemoto Furuhata

Professor of Forensic Medicine in the Kanazawa Medical
University, Kanazawa (Japan)

(With coloured plates V—VII)

Since Landsteiner and Shattock gave their valuable reports on a phenomenon that the human bloods agglutinate, as they are mixed, in 1899 and 1900 respectively, the study on isohemoagglutination has made so great strides that it has now become to be applied to anthropology as well as to forensic medicine, especially to the presumption of the relation between parent and child. In Japan and China, however, much attention seems to have been paid to isohemoagglutination since long, long ago. It is worth noting that the Japanese novels and traditions contain a number of reports on the blood tests made for the discernment of the relationship between parent and child. There is even a record describing that the Ainu made blood test in the discernment of blood relationship. In Old Japan the Chinese text books of forensic medicine were in vogue up to the time when the european medical books were introduced. The method of blood test and its historical examples are set forth in the Chinese medical books of olden times, perhaps the oldest of all the medico-legal books of the world. The books are entitled "Sen-en-roku" (False Charges Cleared, 4 Vols. By Ji of Sung dynasty 1247) and "Hei-en-roku" (By Cho of Sung dynasty, the exact date of its publication is unknown) "Mu-en-roku" (No False Charges, 2. Vols. By O-Yo of Gen dynasty 1308). The japanese translation of the latter is entitled "Mu-en-roku-jutsu" (The Interpretation of "No False Charges", 2. Vols. By Naohisa Kawai 1736). In these works, the method by which the blood relationship between the two living beings is to be tested is named "Goketsu-no-ho" (blood mixing method) or "Tekketsu-no-ho" (blood dropping method), while the method by which the blood relationship between the living and the

dead is designated "Tekkotsu-no-ho" (The method of blood dropping upon bones). Needless to say, these old methods are of no avail at present. I only suffice to prove that in ancient times isohemoagglutination was a thing of general knowledge. In Japan and China it was in vogue in the 13th century. It is an interesting fact that isohemoagglutination was prevalent before Landsteiner and Shattock, although it is unknown who its originator was. As to the heredity of blood groups, in 1910 a valuable report on the test of 348 persons belonging to 72 families was made public by von Dungern and Hirschfeld. They proved that the human blood groups are hereditary according to Mendel's law. Their hypothesis is based on three independent pairs of factors. According to them, the presence of agglutinin A and B is dominant and their absence is recessive; and the group O represents the combination of two recessive factors, while the group AB represent that of two dominant factors. They further maintain that agglutinin A and B are by no means present in the blood cells of a child if none of its parent has them, and that in case both of parents have these two factors, they are inherited to most of their children, while only one of parents has A and B, they are inherited to some of the children, and also that, in case none of the parents has one of these two factors, none of the children, possesses it; or in other words, the two pairs of unit, or A and absence A (not A) and B and absence B (not B) are inherited independently. Accordingly, medicolegally speaking, if A or B is present in a child's blood, one of its parents must possess A or B. Their hypothesis was supported by all later investigators, — Hara and Kobayashi (1916); Learmonth (1920); Weszeczky (1920); Awdiejewa and Grycewicz (1921); Ottenberg (1921, 1922 and 1923); Keynes (1922); Tebbutt and McConnel (1922); S. Matsuda (1922); B. Abe (1922); I. Oyamada (1922); Kiriwara and Haku (1922, 1924); Jervell (1923); Dyke and Budge (1925); Plüß (1924); Mino (1924); L. Hirschfeld, H. Hirschfeld and Brokman (1924); T. Furuichi (1925); Kawaishi and Furuhashi (1925) and Staquet (1925). Ottenberg through his test of 69 families involving 266 persons approved of it. As to the hereditary factor, he explained that "A and not A" may be compared to black and white, and "B and not B" to high and low, or long or short. Giving a full and particular account of the blood groups to be inherited to the children born through the various combinations of parents, he proposed the medicolegal application of his theory. In spite of all the investigators approval

of the theory of two independent pairs of factors N. K. Koltzoff of Russia (1921), F. Bernstein of Germany (1925) and the author of the present article, T. Furuhashi (1925, 1926 and 1927), made investigations separately and came to deny their opinion. From the results of a research of 200 families Snyder (1926) of America approved of Bernstein's theory of p, q, r which is at present brought into practical application. I have not glanced over Koltzoff's work on this subject as yet, but have learned through Johannsen's "Elemente der exakten Erblchkeitslehre, 3. Auflage", L. Hirschfeld's monograph, and Popoff's essay that he denies the theory of two independent pairs of factors. Having come to Kanazawa in May 1924 as a professor of forensic medicine belonging to the faculty of the Kanazawa Medical University (my laboratory was opened in August 1926), I had several opportunities of being asked if the serological presumption of the father of an illegitimate child is possible. Under circumstances I began to study the blood relationship between parent and son in the autumn of 1924. In Japan, Hara and Kobayashi (1916); S. Matsuda (1922), Kiriwara and Haku (1922 and 1924) gave their reports on the study of blood group inheritance of family, while M. Takeuchi (1916), B. Matsubara (1920), Y. Mitomo (1924), S. Shirai (1922, 1923 and 1924); Y. Ishikawa and T. Kinjo (1922); T. Torii (1922), H. Fukamachi (1922, 1923), T. Nakajima (1923); S. Miyaji (1924); Yamakami, Kubo and Fujino (1924), and K. Yamakami (1924) on biochemical racial index. And S. Shirai reported that the human sperm and saliva can be divided into 4 groups as blood. Japanese investigators approve of Ottenberg's opinion on blood groups insisting on the possibility of its application to forensic medicine. However, so far as my opinion goes, Group O, A, B and AB are nothing but a variance of one unit character, — they may be compared to red, blue, and yellow respectively. I maintain that there is a fundamental mistake in considering "A and not A" and "B and not B" as two pairs of such unit character as color or length, as Ottenberg says. But, if the mode of inheritance of blood cells were identical with that of the combs of fowls according to the theory of absence and presence, v. Dungern, Hirschfeld and Ottenberg's two pairs of allelomorph, namely, "A and not A" and "B and not B" may have application, for group O, group A, group B and group AB may be compared to single combs, rose combs, pea combs, and walnut respectively. It may be noted that the theory of absence and presence is in accord with Ottenberg's genotypes of blood group in

formula, though different in spirit. Since it is recognized that there are many modes of heredity, further investigation is needed for settling the question how they are inherited. For the above mentioned reason, I deny Ottenberg's theory on the two pairs of allelomorph. If it is assumed that "not A" and "not B" represent the same character, it may be said that the two dominant characters A and B and the recessive character O (as it is assumed that "not A" and "not B" in the old theory represent the same character, the two recessive characters are one and the same thing), represent group A, group B, and group O respectively. These three characters are inherited according to Mendel's law of heredity. The difference between my theory and von Dungern and Hirschfeld's theory lies in the interpretation of group AB. According to Ottenberg, group AB must be four genotypes AABb, AaBB, AABb, and AaBb, while according to my hypothesis, it is of one genotype. In as much as the means of settling the question which of these two opinions is correct rests upon facts, I began to make investigation of a number of family, especially the combination of group AB among their members. According to Ottenberg four groups are to be produced through the combination of group O and group AB, while, in my opinion, only group A and group B of heterozygote must be born, but not group O and group AB. And so far as my investigation goes, my conjection proves to be correct. I pointed out my doubt concerning Ottenberg's opinion on this subject in my lecture "on blood groups and their medicolegal application" delivered at the Ishikawaken Nomigun Ishikai (The Medical Association of Nomi Province) in May 1925 and published in the "Shinseinen" in July 1925. Furthermore, I committed the investigation of a number of family with respect to this question to Ichida and Kishi who entered my laboratory as assistants in April 1925. Since the data obtained through our investigation of 101 families involving 459 persons generally approved of my hypothesis, I talked on this subject at the first meeting of the Japanese Association for the Advancement of Science as well as at the 10th general meeting of Japan Forensic Medical Association. My first hypothesis is similar to Bernstein's classification.

In November 1925, as Bernstein's hypothesis on p, q, r in "Klinische Wochenschrift, Jg. 3, Nr. 33, 1924" attracted my attention, I immediately wrote him to send me a reprint of same. Receiving his valuable report on blood group inheritance (Z. f. induktive Abstammungs- und Vererbungslehre, 1925, Bd. 37, H. 3) on Jan. 1926, I learned that his opinion in this respect was similar to mine.

Furuhata's Gen-Scheme

Phenotype	Genotype	
	Homozygote	Heterozygote
O	OO	
A	AA	AO
B	BB	BO
AB		AB

Bernstein's Gen-Scheme

Phenotype	Genotype
O	RR
A	AA AR
B	BB BR
AB	AB

It is a defect of my first hypothesis that "agglutinin" is not taken into account in gen Scheme although agglutigen O, A and B are chosen as units, for the biochemical character of blood cells and that of serum are closely linked with each other in the blood groups. In the month of February 1926, I made public my second hypothesis, taking agglutigen and agglutinin as hereditary characters into consideration. In my second hypothesis, the hereditary characters of blood cell are represented by A and B, and those of serum by a and b. The hereditary characters a or b alone does not represent isohemagglutinin, but aa means " α " of isoagglutinin, and bb " β ". These hereditary characters of blood cell and serum are inherited in couple. In my opinion, there are three kinds of the inheritable allelomorphs, i. e., ab, Ab and aB. Although it is recognized that a reproductive cell has ab or Ab or aB in its chromosome, I deny the existence of A and B in a reproductive cell. The blood group of an individual is formed through the combination of an allelomorph in spermatozoon and an allelomorph in egg, or in brief, the blood group of an individual consists of two allelomorphs.

Sperm Ovum	ab	Ab	aB
ab	ab·ab	Ab·ab	aB·ab
Ab	Ab·ab	Ab·Ab	Ab·aB
aB	aB·ab	aB·Ab	aB·aB

From these three heredity units three Homozygotes $ab \cdot ab$, $Ab \cdot Ab$ and $aB \cdot aB$ and three Heterozygotes $Ab \cdot ab$, $aB \cdot ab$, $Ab \cdot aB$ are to come forth.

The following table shows my second classification of 6 human blood groups.

Furuhashi's second Gen Scheme

Jansky's classification	Phenotype	Genotype	
		Homozygote	Heterozygote
Group I	O	ab·ab	—
Group II	A	Ab·Ab	Ab·ab
Group III	B	aB·aB	aB·ab
Group IV	AB	—	Ab·aB

According to my opinion, two allelomorphs of blood group are handed down by heredity to a child, one from its father and the other from its mother. On investigation of the blood group of a man the two heredity units must be ascertained, otherwise it is impossible to decide whether his blood groups belong to Homozygote or Heterozygote. My second classification seems to be identical with my first classification, for it acknowledges three allelomorphs as heredity units. But they are quite different in their fundamental ideas. In my first classification, O is recognized as a group specific factor as A and B, representing the agglutinin of blood cell. In my second classification, group O is represented by ab·ab and it is not recognized that the biochemical structure of the blood cell has a group specific character as the blood corpuscles of group A, B and AB. It is not yet ascertained whether the blood cell belonging to group O produces group specific antibody as the blood cell belonging to group A or B. According to the investigation of Dr. Naito and Dr. Uemichi who have worked separately in my laboratory, the serum obtained from a rabbit immunized with the blood cells of group O has not a group specific character equally agglutinating on the four groups O, A, B and AB. The antiserum made with the blood cells belonging to group AB operates on the blood cells, containing A and B, or the blood cells belonging to A, B and AB, and makes a remarkably weak operation on the blood cells of group O which contains none of A and B. Although these facts prove that my second hypothesis is correct, further investigation is required for the interpretation of the particulars. As to the method of testing blood groups, Kishi and Kuwabara have taken note of the following three facts through their systematic investigation.

1. The existence of the real hemagglutination and the non-specific hemagglutination.

2. The existence of individual variation of agglutinability.
3. The common existence of cold-agglutinin in the serum of all the human blood groups.

First I began with the study of the method of testing, and then endeavoured to collect accurate materials, for I thought inaccurate ones would not do, no matter how numerous they might be. I paid a careful attention on the test of 958 families involving 3951 persons including 2035 children were tested by the assistants in my laboratory, Ichida investigated 355 families involving 1682 (972 children) persons and Kishi 603 families involving 2266 persons (1060 children). Besides the investigation by my laboratory the tests of 611 Japanese families involving 2760 persons have been reported since 1916. Therefore the total number 1569 families involving 6711 persons. Up to 1925 the old theory was generally accepted in Japan and some of the reports contained several cases which were inconsistent with the new theory. Since my opinion, however, was made public, no reports which are inconsistent with my new theory have been given. This fact proves that my theory is correct. Since it is impossible to make experiments of the heredity of the human beings, the statistical investigation based upon accurate materials is required. As regards this subject, both the old theory and my new hypothesis take form as a principle. But inasmuch as the possibility of their practical application rests upon facts, I have devoted myself to the collection of materials and have succeeded in confirming that my new theory decisively settles all the important questions regarding the modes of heredity of human blood groups.

New Theory on the Heredity of Blood Groups

My new theory on the mode of heredity of blood groups based on the materials we have collected is as follows:

(I) Fundamental law of heredity of blood groups

1. Law of combination of two allelomorphs.

The blood group of an individual has two heredity units. One is inherited from the reproductive cell of the father and the other from that of the mother.

2. Law of segregation.

The two allelomorphs in the blood group of an individual segregates on heredity.

3. Law of 3 heredity units.

There are three heredity units in blood groups, namely, ab , Ab and aB . The biochemical characters of blood cells and sera are inherited in couple.

The two allelomorphs of both father and mother are inherited independently. The blood group of an individual is formed through the combination of these segregated allelomorphs.

4. The heredity of blood groups is not sex-linked.

5. Law of continuity of an allelomorph.

It may be noted that the two allelomorphs, which form the blood groups of a man, must be found in the blood groups of his parents: or, in other words, one of the two allelomorphs of a man is inherited from its father and the other from its mother. It may also be noted that we deny the existence of those children who have none of the two allelomorphs of their parents, while the existence of those parents who have none of the two allelomorphs of their child must be denied as follows:

No.	Blood group of an individual	The blood group of parents and children to be denied
1	$ab \cdot ab$	$Ab \cdot Ab$; $aB \cdot aB$; $Ab \cdot aB$
2	$Ab \cdot Ab$	$ab \cdot ab$; $aB \cdot aB$; $aB \cdot ab$
3	$aB \cdot aB$	$Ab \cdot Ab$; $ab \cdot ab$; $Ab \cdot ab$
4	$Ab \cdot ab$	$aB \cdot aB$
5	$aB \cdot ab$	$Ab \cdot Ab$
6	$Ab \cdot aB$	$ab \cdot ab$

In other words, a man who has a homozygous blood group denies his parents and children who have one of the other homozygous blood groups for if one parent has the homozygous blood groups, all the children must find their parent's allelomorph in one of their own two allelomorphs, and if the children have the homozygous blood group, none of their parents must have the different homozygous blood group. Out of the above examples the 6th case that the parent of group AB denies the child of group O. And the parent of group O denies the child of group AB was already pointed out by Bernstein and the author of the present article.

(II) The mode of heredity of blood groups

The blood groups may be classified into three homozygotes and three heterozygotes. The combination of 6 blood groups produces 21 couples, and the mode of heredity in each combination will easily be induced from the above mentioned fundamental principles. These 21 couples are divided into the following three classes:

- (I) The combination of homozygote and homozygote.
- (II) The combination of homozygote and heterozygote.
- (III) The combination of heterozygote and heterozygote.

(I) The combination of homozygote and homozygote

(A) The combination of homozygotes of the same group: Through this combination the child, whose blood group is quite identical with that of its parents, is to be born:

	Parents	Offspring
(1)	$I \times I$	I
(2)	$II^P \times II^P$	II^P
(3)	$III^P \times III^P$	III^P
(1)	$I \times I$	I
	$ab \cdot ab \times ab \cdot ab$	$ab \cdot ab$

Group I is represented by $ab \cdot ab$, or in other words, its heredity unit is ab .

Since the heredity unit of parents are only ab , all of their combinations must be $ab \cdot ab$. In case a child of group II or III or IV be born between a man and a woman of group I, it is by no means his child.

(2)	$II^P \times II^P$	II^P
	$Ab \cdot Ab \times Ab \cdot Ab$	$Ab \cdot Ab$

Since the heredity unit of parents is Ab , all the blood group of the children must be $Ab \cdot Ab$ or II^P . In case a child of group I or III (both pure and hybrid) or hybrid II or IV be born between a man of pure II and a woman of pure II, it is not his child.

(3)	$III^P \times III^P$	III^P
	$aB \cdot aB \times aB \cdot aB$	$aB \cdot aB$

Pure III is represented by $aB \cdot aB$, aB being its heredity unit. In case the children, whose blood group is I or pure II or hybrid III or IV, be born between a man and a woman of pure III, it is surely not his child.

(B) The combination of homozygotes of different group: Through this combination a child of hybrid blood group is to be born.

- (4) $I \times II^P \dots\dots\dots II^h$
 (5) $I \times III^P \dots\dots\dots III^h$
 (6) $II^P \times III^P \dots\dots\dots IV$
 (4) $I \times II^P \dots\dots\dots II^h$
 $ab \cdot ab \times Ab \cdot Ab \dots\dots\dots Ab \cdot ab$

The heredity unit of the parent, who has the blood group I is ab , while that of the other who has the blood group II^P is Ab .

Accordingly, the blood group of the children born between them must be $Ab \cdot ab$ or II^h . In case the children whose blood group is I, pure II, pure III, hybrid III or IV be born, they are not his children.

- (5) $I \times III^P \dots\dots\dots III^h$
 $ab \cdot ab \times aB \cdot aB \dots\dots\dots aB \cdot ab$

The allelomorphs ab and aB being inherited from parents of group I and III^P respectively, children $aB \cdot ab$ or hybrid III are to be born.

If the children of I, pure II, hybrid II, pure III, or IV be born, they must be denied.

- (6) $II^P \times III^P \dots\dots\dots IV$
 $Ab \cdot Ab \times aB \cdot aB \dots\dots\dots Ab \cdot aB$

The children of $Ab \cdot aB$ or IV are to be born, the allelomorphs Ab and AB being inherited from their parents respectively. In this case the birth of the children who have not the group IV is to be denied.

(II) The combination of homozygote and heterozygote

Through this combination the children of two different types are to be born in the same proportion.

(A) The combination of homozygote and heterozygote: Through this combination are to be born the children whose blood group is identical with that of their father and the children whose blood group is equal of that of their mother, or in other word, the children of two different blood types, pure type and hybrid type, are to be born.

- (7) $I \times II^h \dots\dots\dots I + II^h$
 (8) $I \times III^h \dots\dots\dots I + III^h$
 (9) $II^P \times II^h \dots\dots\dots II^P + II^h$

- (10) $II^P \times IV \dots\dots\dots II^P + IV$
 (11) $III^P \times III^h \dots\dots\dots III^P + III^h$
 (12) $III^P \times IV \dots\dots\dots III^P + IV$

As the homozygote has only one kind of allelomorphs and the heterozygote has two kinds of allelomorphs, through their combination offspring of homozygote and offspring of heterozygote must be born.

- (7) $I \times II^h \dots\dots\dots I + II^h$
 $ab \cdot ab \times Ab \cdot ab \dots\dots\dots ab \cdot ab + Ab \cdot ab$

The heredity unit of I is ab and those of II^h are ab and Ab. In this case, from hybrid II either ab or Ab is inherited. Accordingly, half of the children are of I and the other half of hybrid II.

The children of pure II, pure III, hybrid III or IV are never born. In case such children be born, they are to be denied.

- (8) $I \times III^h \dots\dots\dots I + III^h$
 $ab \cdot ab \times aB \cdot ab \dots\dots\dots ab \cdot ab + aB \cdot ab$

This case is identical with (7)

- (9) $II^P \times II^h \dots\dots\dots II^P + II^h$
 $Ab \cdot Ab \times Ab \cdot ab \dots\dots\dots Ab \cdot Ab + Ab \cdot ab$

The heredity unit of pure II is Ab and those hybrid II are Ab and ab. Accordingly, the children of pure II are to be born if Ab and Ab are united, and the children of hybrid II if Ab and ab are combined. In this case the children of I, pure III, hybrid III and IV are to be denied.

- (10) $II^P \times IV \dots\dots\dots II^P + IV$
 $Ab \cdot Ab \times Ab \cdot aB \dots\dots\dots Ab \cdot Ab + Ab \cdot aB$

As pure II has heredity unit Ab, and IV Ab and aB, the children of II and IV are to be born. In this case the children of I, pure III, and hybrid III are to be denied.

- (11) $III^P \times III^h \dots\dots\dots III^P + III^h$
 $aB \cdot aB \times aB \cdot ab \dots\dots\dots aB \cdot aB + aB \cdot ab$

This is similar to the preceding case.

- (12) $III^P \times IV \dots\dots\dots III^P + IV$
 $aB \cdot aB \times Ab \cdot aB \dots\dots\dots aB \cdot aB + Ab \cdot aB$

This is also similar to (10).

(B) The combination of homozygote and heterozygote of different type: In this case, the blood group of children is quite different from that of their parents; or, in other words, the children whose blood group is identical with that of their parents are not born from this combination.

However, the blood group of every child has one of the heredity unit of its parent who has a homozygous blood group.

$$(13) \quad \begin{array}{ll} \text{I} \times \text{IV} & \dots\dots\dots \text{II}^h + \text{III}^h \\ \text{ab} \cdot \text{ab} \times \text{Ab} \cdot \text{aB} & \dots\dots\dots \text{Ab} \cdot \text{ab} + \text{aB} \cdot \text{ab} \end{array}$$

Since the heredity unit of I is ab and those of IV are Ab and aB, the children of hybrid II are to be born through the combination of Ab and ab, the children of hybrid III through the combination of aB and ab.

$$(14) \quad \begin{array}{ll} \text{II}^p \times \text{III}^h & \dots\dots\dots \text{II}^h + \text{IV} \\ \text{Ab} \cdot \text{Ab} \times \text{aB} \cdot \text{ab} & \dots\dots\dots \text{Ab} \cdot \text{ab} + \text{Ab} \cdot \text{aB} \end{array}$$

In this combination, the blood group of the children is quite different from those of their parents. The children of I, or pure II, or pure III or hybrid III must be denied.

$$(15) \quad \begin{array}{ll} \text{III}^p \times \text{II}^h & \dots\dots\dots \text{III}^h + \text{IV} \\ \text{aB} \cdot \text{aB} \times \text{Ab} \cdot \text{ab} & \dots\dots\dots \text{aB} \cdot \text{ab} + \text{Ab} \cdot \text{aB} \end{array}$$

This case is identical with (14). The half of the children are of hybrid III and the other half of IV. The children of the other blood groups are to be denied.

(III) The combination of heterozygote and heterozygote

(A) The combination of heterozygotes of the same type: In this case the pure blood group of the grand parents who gave birth to the parents of heterozygous group, and the heterozygous group of the parents are inherited to the children at the ratio of 1:2:1:

$$(16) \quad \begin{array}{ll} \text{II}^h \times \text{II}^h & \dots\dots\dots \text{II}^p + 2 \cdot \text{II}^h + \text{I} \\ \text{Ab} \cdot \text{ab} \times \text{Ab} \cdot \text{ab} & \dots\dots\dots \text{Ab} \cdot \text{Ab} + 2 \text{Ab} \cdot \text{ab} + \text{ab} \cdot \text{ab} \end{array}$$

In this case group I, II^h and II^p are to be born in the proportion of 1:2:1

$$(17) \quad \begin{array}{ll} \text{III}^h \times \text{III}^h & \dots\dots\dots \text{III}^p + 2 \text{III}^h + \text{I} \\ \text{aB} \cdot \text{ab} \times \text{aB} \cdot \text{ab} & \dots\dots\dots \text{aB} \cdot \text{aB} + 2 \text{aB} \cdot \text{ab} + \text{ab} \cdot \text{ab} \end{array}$$

This case is identical with (16). In this combination, the children of IV, pure II, and hybrid II are to be denied.

$$(18) \quad \begin{array}{ll} \text{IV} \times \text{IV} & \dots\dots\dots \text{II}^p + 2 \text{IV} + \text{III}^p \\ \text{Ab} \cdot \text{aB} \times \text{Ab} \cdot \text{aB} & \dots\dots\dots \text{Ab} \cdot \text{Ab} + 2 \text{Ab} \cdot \text{aB} + \text{aB} \cdot \text{aB} \end{array}$$

Since IV is a hybrid between pure II and pure III, the children of pure II, pure III and IV are to be born in the ratio of 1:2:1.

(B) The combination of heterozygotes of different type: In this combination the children of homozygous group and the 3 sorts of children of heterozygous group are to be born in the same proportion.

$$(19) \quad II^h \times III^h \dots\dots\dots I + II^h + III^h + IV$$

$$(20) \quad II^h \times IV \dots\dots\dots II^p + II^h + III^h + IV$$

$$(21) \quad III^h \times IV \dots\dots\dots III^p + II^h + III^h + IV$$

$$(19) \quad II^h \times III^h \dots\dots I + II^h + III^h + IV$$

$$Ab \cdot ab \times aB \cdot ab \dots ab \cdot ab + Ab \cdot ab + aB \cdot ab + Ab \cdot aB$$

In this combination, the children of group I and the 3 sorts of children of hybrid blood group are to be born. Pure II and pure III are to be denied.

$$(20) \quad II^h \times IV \dots\dots II^p + II^h + III^h + IV$$

$$Ab \cdot ab \times Ab \cdot aB \dots Ab \cdot Ab + Ab \cdot ab + aB \cdot ab + Ab \cdot aB$$

In this case the children of pure III and I must be denied.

$$(21) \quad III^h \times IV \dots\dots III^p + II^h + III^h + IV$$

$$aB \cdot ab \times Ab \cdot aB \dots aB \cdot aB + Ab \cdot ab + aB \cdot ab + Ab \cdot aB$$

This case is similar to (20). In this combination the children of pure II and I are to be denied.

Medicolegal Application of the Blood Group Inheritance

The following three cases of medicolegal application are induced from the above mentioned principles of the blood group heredity.

- (1) Presumption of children by the blood groups of their parents.
- (2) Presumption of one parent by the blood group of the child and the other parent.
- (3) Presumption of parents by the blood groups of children.

The particulars of these cases are given on the plates V—VII.

Summary

My fundamental idea of the heredity of blood groups based upon our data obtained by the test of 958 families involving 3951 persons (children 2035) is as follows:

1. The blood group of a man consists of two allelomorphs; one is inherited from his father and the other from his mother (the law of combination of two allelomorphs).
2. On being inherited, the human blood group segregates into two heredity units (the law of segregation).
3. The heredity units of the human blood groups are ab , Ab and aB . The heredity characters of blood cell and those of serum are inherited in couple. (Law of 3 Heredity Units of Blood Group.)
4. The heredity of human blood group is not sex-linked.

5. The human blood groups consists of 3 homozygotes and 3 heterozygotes.

Their combinations number 21. They are divided into the following 3 groups. As to the particulars, I have already explained before.

- A. The combination of homozygote and homozygote.
- B. The combination of homozygote and heterozygote.
- C. The combination of heterozygote and heterozygote.

6. As regards heredity units, the blood group of a man handed down from his ancestors. Two allelomorphs which form the blood group of a man are inherited from his parents. And one of two allelomorphs is handed down to his children. Accordingly, it may be said that there are neither the parents who have none of the two allelomorphs of their children nor the children who have none of the two allelomorphs of their parents (the law of continuity of allelomorphs).

1. A man of group I (O) denies his parents and children of II^P , III^P and IV. Since the genotype of a man of group O is $\frac{ab}{ab}$, his children are to be born through the combination of $\frac{ab}{ab}$, $\frac{Ab}{ab}$ and $\frac{Ab}{ab}$.

There are 9 cases in this combination, i. e., $I \times I$, $I \times II^h$, $I \times III^h$, $II^h \times I$, $II^h \times II^h$, $II^h \times III^h$, $III^h \times I$, $III^h \times II^h$, and $III^h \times III^h$.

In case one of the parents has $\frac{ab}{ab}$ or group O, the blood group of all the children must have allelomorph ab . The children of $\frac{ab}{ab}$ or $\frac{Ab}{ab}$ or $\frac{aB}{ab}$ are to be born. The children who have $\frac{Ab}{Ab}$, $\frac{aB}{aB}$ or $\frac{Ab}{aB}$ are by no means to be born.

2. Group II^P or $\frac{Ab}{Ab}$. This is produced by the combination of $II^P \times II^P$, $II^P \times II^h$, $II^P \times IV$, $II^h \times II^P$, $II^h \times II^h$, $II^h \times IV$, $IV \times II^P$, $IV \times II^h$ and $IV \times IV$. The children of II^P deny his children of I, III^P or III^h and the parents of II^P deny his children of I, II^P or III^h . Since the parents and children of a man of II^P must have allelomorph Ab , they belong to II^P , II^h or IV.

3. Group III^P or $\frac{aB}{aB}$. This is produced by the combination of $\frac{aB}{ab} \frac{aB}{aB}$ and $\frac{Ab}{aB}$; i. e., $III^P \times III^P$, $III^P \times III^h$, $III^P \times IV$, $III^h \times III^P$, $III^h \times III^h$, $III^h \times IV$, $IV \times III^P$, $IV \times III^h$ and $IV \times IV$.

The children of III^P deny their parents of I, II^P or II^h , and the parents of III^P deny the children of I, II^P and II^h . Since the parents and children of a man of III^P , are III^P or III^h or IV.

4. Group II^h or $\frac{Ab}{ab}$. This is produced by the combination of one parent who has Ab and the other parent who has ab . The children of $\frac{Ab}{ab}$ deny the parent of $\frac{aB}{aB}$, and the parents of $\frac{Ab}{ab}$ deny the children of $\frac{aB}{aB}$.

5. Group III^h or $\frac{aB}{ab}$. This is produced by the combination of one parent who has aB and the other parent who has ab ; or, in other words, to the children of $\frac{aB}{ab}$ ab is inherited from one of the parents and aB from the other. Accordingly, the parent of $\frac{Ab}{Ab}$ who has none of ab and aB never give birth to a baby of $\frac{aB}{ab}$, or, in other words, the children of $\frac{aB}{ab}$ deny their parents of $\frac{Ab}{Ab}$, and the parents of $\frac{aB}{ab}$ deny the children of $\frac{Ab}{Ab}$.

6. Group IV or $\frac{Ab}{aB}$. This is produced by the combination of one parent who has Ab and the other parent who has aB . The parent of IV denies the children of group I or $\frac{ab}{ab}$, and the children of $\frac{Ab}{aB}$ deny their parents of $\frac{ab}{ab}$.

By the above mentioned principle it has been made clear that one of the two allelomorphs in the blood group of a man is transmitted to his descendants in an ever-unbroken line. The greater the number of the children tested is, the more easily the blood group of their parent is ascertained, and if the blood group of one parent is known, the presumption of that of the other will be circumscribed accordingly.

Table I

No.	Investigator	Year	Number of Families tested	Number of Persons tested	Number of Children tested	Nationalities
1	v. Dungern and Hirschfeld	1910	72	348	204	Germany
2	Hara and Kobayashi .	1916	1	8	6	Japan
3	Learmonth	1920	40	180	100	England
4	Weszecky	1920	18	60	24	Hungary
5	Awdiejewa and Gryewicz	1921	84	263	195	Russia
6	Buchanan	1922	20	87	47	U.S.A.
7	Tebbutt and McConnel	1922	12	69	45	Australia
8	Ottenberg	1922	69	266	128	U.S.A.
9	S. Matsuda	1922	11	43	21	Japan
10	Keynes	1922	12	60	36	England
11	B. Abe	1922	5	23	13	Japan
12	Kirihara and Haku (1 st Report) ¹⁾ . .	1922	120	579	339	Japan
13	I. Oyamada	1922	24	99	51	Japan
14	Dyke and Budge . .	1923	97	292	98	England
15	Jervell	1923	32	136	72	Norway
16	Mino	1924	90	433	253	Italy

No.	Investigator	Year	Number of Fami- lies tested	Number of Per- sons tested	Number of Children tested	Nationalities
17	Kirihara and Haku (2 nd Report) . . .	1924	135	610	340	Japan
18	Plüß	1924	83	385	219	Swiss
19	H. and L. Hirschfeld and Brokman . . .	1924	68	303	167	Poland
20	T. Furuichi	1925	100	403	203	Japan
21	Furuhata, Ichida and (Kishi (1) ¹) . . .	1925	101	459	257	Japan
22	Kawaishi and Furuhashi	1925	155	802	492	Japan
23	Staquet	1925	56	366	254	France (?)
24	Dossena	1925	150	450	150	Italy
25	Ichida	1926	355	1682	972	Japan
26	Furuhata, Ichida and Kishi (2) ¹)	1926	399	1890	1092	Japan
27	Snyder	1926	200	1096	696	U.S.A.
28	Furuhata, Ichida and Kishi (3) ¹)	1926	425	2012	1162	Japan
29	F. Schiff	1926	60	252	132	Germany
30	Barsky	1926	234	702	234	Russia
31	Heim	1926	35	130	60	Germany
32	Iijima	1926	64	254	126	Japan
33	Nakasone	1927	119	530	292	Japan
34	T. Kishi ¹)	1927	603	2266	1060	Japan
35	Furuhata (4) ¹)	1927	958	3951	2035	Japan
Total		1910—1927	3004	12701	6693	

¹) Here were included in No. 35 [Furuhata (4)], No. 21, No. 25, No. 26, No. 28, No. 34.

(Table II p. 732)

particulars of their Mode of Heredity

Blood Groups of Children.														
Number of Children	O		A				B				A B			
	I		II		II ^h		III		III ^h		IV			
	ab		Ab		Ab		aB		aB		Ab			
	ab	(?) b	ab	a (?)	ab	a (?)	ab	aB						
♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀
16	216		—		—		—		—		—		426	
90	126 90		— —		— —		— —		— —		—		231 195	
5	—		—		74		—		—		1		171	
41	— —		— —		33 41		— —		— —		1 —		82 89	
4	—		—		64		—		—		—		156	
34	— —		— —		30 34		— —		— —		— —		76 80	
50	90		—		58		1		—		1		270	
71	53 37		— —		26 32		— 1		— —		— 1		139 131	
55	122		—		63		—		—		—		343	
90	67 55		— —		28 35		— —		— —		— —		174 169	
4	212		—		259		1		—		2		940	
236	120 92		— —		117 142		— 1		— —		1 1		471 469	
4	—		163		10		1		—		—		368	
70	— —		94 69		9 1		1 —		— —		— —		201 167	
7	55		56		6		—		—		—		201	
63	24 31		28 28		2 4		— —		— —		— —		96 105	
	—		1		—		—		—		—		3	
1	— —		— 1		— —		— —		— —		— —		1 2	
	—		4		—		—		—		—		8	
3	— —		1 3		— —		— —		— —		— —		3 5	
	—		—		—		—		—		—		3	
1	— —		— —		— —		— —		— —		— —		1 2	
7	55		225		16		1		—		—		583	
138	24 31		123 102		11 5		1 —		— —		— —		302 281	

Table II

Combination of Parents		Number of Families	Number of Parents	Blood Groups of Parents											
				O		A				B				AB	
				I		II		II ^h		III		III ^h		IV	
				ab ab		Ab (?) b		Ab ab		aB a (?)		aB ab		Ab aB	
				♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀
{	II × III	5	10	—	5	—	—	5	—	—	—	—	—	—	—
	5 5		— —	5 —	— —	— 5	— —	— —	— —						
{	III × II	3	6	—	3	—	—	2	—	—	—	—	—	—	—
	3 3		— —	— 3	— —	2 —	— —	— —	— —						
{	II × III ^h	18	36	—	18	—	—	—	18	—	—	—	—	—	—
	18 18		— —	18 —	— —	— —	— 18	— —	— —						
{	III ^h × II	22	44	—	22	—	—	—	22	—	—	—	—	—	—
	22 22		— —	— 22	— —	— —	22 —	— —	— —						
{	II ^h × III	14	28	—	—	—	14	—	—	—	—	—	—	—	—
	14 14		— —	— —	14 —	— 14	— —	— —	— —						
{	III × II ^h	17	34	—	—	—	17	—	—	—	—	—	—	—	—
	17 17		— —	— —	— 17	17 —	— —	— —	— —						
{	II ^a × III ^h	46	92	—	—	—	46	—	—	—	46	—	—	—	—
	46 46		— —	— —	46 —	— —	— 46	— —	— —						
{	III ^h × II ^h	37	74	—	—	—	37	—	—	—	37	—	—	—	—
	37 37		— —	— —	— 37	— —	37 —	— —	— —						
II ^p × III		1	2	—	1 ^p	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—
			1 1	— —	1 ^p —	— —	— 1	— —	— —	— —	— —	— —	— —	— —	— —
II × III		163	326	—	48 + 1 ^p	114	39	123	—	—	—	—	—	—	—
			163 163	— —	23 + 1 ^p 25	60 54	19 20	59 64	— —	— —	— —	— —	— —	— —	— —
{	I × III	23	46	23	—	—	23	—	—	—	—	—	—	—	—
	23 23		23 —	— —	— —	— 23	— —	— —	— —						
{	III × I	17	34	17	—	—	17	—	—	—	—	—	—	—	—
	17 17		— 17	— —	— —	17 —	— —	— —	— —						
{	I × III ^h	40	80	40	—	—	—	40	—	—	—	40	—	—	—
	40 40		40 —	— —	— —	— —	— 40	— —	— —						
{	III ^h × I	42	84	42	—	—	—	42	—	—	—	42	—	—	—
	42 42		— 42	— —	— —	— —	— —	42 —	— —						
I × III		122	244	122	—	—	40	82	—	—	—	—	—	—	—
			122 122	63 59	— —	— —	17 23	42 40	— —	— —	— —	— —	— —	— —	— —

continued)

Number of children	Blood Groups of Children													
	O		A				B				A B			
	I		II		II ^h		III		III ^h		IV			
	$\frac{ab}{ab}$		$\frac{Ab}{(?)b}$		$\frac{Ab}{ab}$		$\frac{aB}{a(?)}$		$\frac{aB}{ab}$		$\frac{Ab}{aB}$			
	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀
9	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	9	—	19	—
5	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	4	5	9	10
3	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	3	—	9	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	3	—	6	3
41	—	—	—	—	31	—	—	—	—	—	10	—	77	—
16	—	—	—	—	19	12	—	—	—	—	6	4	43	34
40	—	—	—	—	29	—	—	—	—	—	11	—	84	—
17	—	—	—	—	16	13	—	—	—	—	7	4	45	39
25	—	—	—	—	—	—	—	—	17	—	8	—	53	—
8	—	—	—	—	—	—	—	—	12	5	5	3	31	22
26	—	—	—	—	—	—	—	—	22	—	4	—	60	—
14	—	—	—	—	—	—	—	—	11	11	1	3	29	31
22	41	—	—	—	28	—	—	—	41	—	12	—	214	—
46	23	18	—	—	17	11	—	—	30	11	6	6	122	92
83	34	—	—	—	21	—	—	—	17	—	11	—	157	—
33	18	16	—	—	14	7	—	—	11	6	7	4	87	70
1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	3	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	2	1
50	75	—	—	—	109	—	—	—	97	—	69	—	676	—
139	41	34	—	—	66	43	—	—	64	33	40	29	374	302
39	—	—	—	—	—	—	—	—	39	—	—	—	85	—
22	—	—	—	—	—	—	—	—	17	22	—	—	40	45
32	—	—	—	—	—	—	—	—	32	—	—	—	66	—
15	—	—	—	—	—	—	—	—	17	15	—	—	34	32
93	53	—	1	—	—	—	—	—	39	—	—	—	173	—
47	29	24	—	1	—	—	—	—	17	22	—	—	86	87
12	65	—	—	—	—	—	—	—	47	—	—	—	196	—
51	36	29	—	—	—	—	—	—	25	22	—	—	103	93
76	118	—	1	—	—	—	—	—	157	—	—	—	520	—
135	65	53	—	1	—	—	—	—	76	81	—	—	263	257

Table II

Combination of Parents		Number of Families	Number of Parents	Blood Groups of Parents											
				O	A				B				AB		
				I	II		II ^h		III	III ^h		IV			
				$\frac{ab}{ab}$	$\frac{Ab}{(?)b}$		$\frac{AB}{ab}$		$\frac{aB}{a(?)}$	$\frac{aB}{ab}$		$\frac{Ab}{aB}$			
				♂ ♀	♂ ♀	♂ ♀	♂ ♀	♂ ♀	♂ ♀	♂ ♀	♂ ♀	♂ ♀	♂ ♀		
III × III	38	76	—	—	—	76	—	—	—	—	—	—			
III ^h × III ^h	10	38 38	— —	— —	— —	38 38	— —	— —	— —	— —	— —	— —			
		20	—	—	—	—	20	—	—	—	—	—			
{ III × III ^h	1	10 10	— —	— —	— —	— —	— —	10 10	— —	— —	— —	— —			
		2	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—			
{ III ^h × III	1	1 1	— —	— —	— —	1 —	— —	1 1	— —	— —	— —	— —			
		2	—	—	—	1	—	1	—	—	—	—			
{ III × III	1	1 1	— —	— —	— —	— 1	1 —	1 —	— —	— —	— —	— —			
		1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—			
III × III	50	100	—	—	—	78	22	—	—	—	—	—			
{ I × IV	28	50 50	— —	— —	— —	39 39	11 11	— —	— —	— —	— —	— —			
		56	28	—	—	—	—	—	—	—	—	28			
{ IV × I	22	28 28	28 —	— —	— —	— —	— —	— —	— —	— —	— 2	— —			
		44	22	—	—	—	—	—	—	—	—	22			
{ I × IV	50	22 22	— 22	— —	— —	— —	— —	— —	— —	— —	22 —	— —			
		100	50	—	—	—	—	—	—	—	50				
{ II × IV	12	50 50	28 22	— —	— —	— —	— —	— —	— —	— —	22 2	— —			
		24	—	12	—	—	—	—	—	—	12				
{ IV × II	13	12 12	— —	12 —	— —	— —	— —	— —	— —	— —	— 1	— —			
		26	—	13	—	—	—	—	—	—	13				
{ II ^a × IV	15	13 13	— —	— 13	— —	— —	— —	— —	— —	— —	13 —	— —			
		30	—	—	15	—	—	—	—	—	15				
{ IV × II ^h	10	15 15	— —	— —	15 —	— —	— —	— —	— —	— —	— —	— —			
		20	—	—	10	—	—	—	—	—	10				
{ II × IV	50	10 10	— —	— —	— 10	— —	— —	— —	— —	— —	10 —	— —			
		100	—	25	25	—	—	—	—	—	50				
{ II × IV	50	50 50	— —	12 13	15 10	— —	— —	— —	— —	— —	23 —	— —			
		—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—			

continued)

Number of children	Blood Groups of Children													
	O		A				B				A B			
	I		II		II ^h		III		III ^h		IV			
	$\frac{ab}{ab}$		$\frac{Ab}{(?)b}$		$\frac{Ab}{ab}$		$\frac{aB}{a(?)}$		$\frac{aB}{ab}$		$\frac{Ab}{aB}$			
	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀
79	—	—	—	—	—	—	79	—	—	—	—	—	155	—
42	—	—	—	—	—	—	37 42	—	—	—	—	—	75 80	—
25	14	—	—	—	—	—	11	—	—	—	—	—	45	—
15	4 10	—	—	—	—	—	6 5	—	—	—	—	—	20 25	—
1	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	3	—
—	—	—	—	—	—	—	—	1 —	—	—	—	—	2 1	—
1	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	3	—
—	—	—	—	—	—	—	1 —	—	—	—	—	—	2 1	—
106	14	—	—	—	—	—	91	1	—	—	—	—	206	—
57	4 10	—	—	—	—	—	44 47	1 —	—	—	—	—	99 107	—
72	—	—	—	—	33	—	—	39	—	—	—	—	128	—
29	—	—	—	—	19 14	—	—	24 15	—	—	—	—	71 57	—
47	1	—	—	—	28	—	—	18	—	—	—	—	91	—
25	— 1	—	—	—	17 11	—	—	5 13	—	—	—	—	44 47	—
119	1	—	—	—	61	—	—	57	—	—	—	—	219	—
54	— 1	—	—	—	36 25	—	—	29 28	—	—	—	—	115 104	—
22	—	—	17	—	—	—	—	—	—	5	—	—	46	—
16	—	—	4 13	—	—	—	—	—	—	2 3	—	—	18 28	—
26	—	—	20	—	—	—	—	—	—	6	—	—	52	—
8	—	—	15 5	—	—	—	—	—	—	3 3	—	—	31 21	—
31	—	—	11	—	—	—	—	15	—	5	—	—	61	—
16	—	—	6 5	—	—	—	—	8 7	—	1 4	—	—	30 31	—
25	—	—	9	—	—	—	—	10	—	6	—	—	45	—
15	—	—	3 6	—	—	—	—	3 7	—	4 2	—	—	20 25	—
04	—	—	57	—	—	—	—	25	—	22	—	—	204	—
55	—	—	28 29	—	—	—	—	11 14	—	10 12	—	—	99 105	—

Table II

Combination of Parents		Number of Families	Number of Parents		Blood Groups of Parents											
					O	A				B				AB		
					I	II		II ^h		III	III ^h		IV			
					$\frac{a\ b}{ab}$	$\frac{Ab}{(?)\ b}$		$\frac{Ab}{ab}$		$\frac{aB}{a\ (?)}$	$\frac{Ab}{ab}$		$\frac{Ab}{aB}$			
♂	♀		♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀		
III × IV	6	12	—		—		—		6		—		6			
IV × III	14	28	—		—		—		14		—		14			
{ III ^h × IV	5	10	—		—		—		—		5		5			
		5 5	—		—		—		5 —		— 5					
		IV × III ^h	9	18	—		—		—		9		9			
		9 9	—		—		—		—		9		9			
III × IV	34	68	—		—		—		20		14		34			
		34 34	—		—		—		6 14		5 9		23 11			
IV × IV	8	16	—		—		—		—		—		16			
		8 8	—		—		—		—		—		8 8			
Total	958	1916	615	365	365 + 2p		365		177	241	150					
	958	958 958	304 311	180 + 1p 185 + 1p		198 167		81 96	117 124	76 74						
		1916	615	732				418				150				
Percent observed			100 %	O	A				B				AB			
				32.10	38.21				21.82				7.82			
Frequency of the } three heredity-units }			of Parents	ab (r)	Ab (p)				aB (q)							
				56.60	26.57				16.16							

continued)

Number of Children	Blood Groups of Children													
	O		A				B				A B			
	I		II		II ^h		III		III ^h		IV			
	$\frac{ab}{ab}$		$\frac{Ab}{(?)b}$		$\frac{Ab}{ab}$		$\frac{aB}{a(?)}$		$\frac{aB}{ab}$		$\frac{Ab}{aB}$			
	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀
12	—		—		—		6		—		6		24	
5	— —		— —		— —		4 2		— —		3 3		13 11	
34	—		—		—		20		—		14		62	
17	— —		— —		— —		9 11		— —		8 6		31 31	
17	—		—		8		7		—		2		27	
8	— —		— —		3 5		5 2		— —		1 1		14 13	
29	—		—		16		8		1		4		47	
14	— —		— —		6 10		6 2		1 —		2 2		24 23	
2	—		—		24		41		1		26		160	
44	— —		— —		9 15		24 17		1 —		14 12		82 78	
2	—		4 _p		—		4 _p		—		4		28	
6	— —		1 _p 3 _p		— —		3 _p 1 _p		— —		2 2		14 14	
46	691		283 + 4 _p		469		134 + 4 _p		338		123		3962	
954	380 311				239 230		69 + 3 _p 65 + 1 _p		182 156		67 56		2050 1812	
46	691		756				477				123		3962	
♂ %	O 33.77		A 36.95				B 23.30				AB 6.01			
f dren	ab (r) 58.11		Ab (p) 24.46				aB (q) 15.91							

Table IV
 Blood Groups of 1569 Families tested in Japan,
 showing the particulars of their Mode of Heredity. 1916-1927

Combi- nations	Number of Families	Son						Daughter						Total	
		I(O) ab ab	II		III aB a()	(B) aB ab	IV (AB) Ab aB	I (O) ab ab	II		(A) Ab ab	III aB a()	(B) aB ab		IV (AB) Ab aB
			Ab ()	ab					Ab ()	ab					
I × I	164	208						151							359
I × II	65	—								53	—	—	—	—	107
II × I	65	—				1 ¹⁾	—	—	—	49	—	—	1 ¹⁾	—	96
I × II ^h	101	92				—	—	74	—	42	1 ¹⁾	—	—	—	161
II ^h × I	129	108				—	—	97	—	59	1 ¹⁾	—	—	—	321
I × II	360	200				1 ¹⁾	—	171	—	203	2 ¹⁾	1 ¹⁾	1 ¹⁾	—	685
I × III	48	—				—	50	—	—	—	—	46	—	—	96
III × I	32	—				—	37	—	—	—	—	23	—	—	60
I × III ^h	70	59				—	32	43	1 ¹⁾	—	—	38	—	—	173
III ^h × I	85	64				—	53	50	—	—	—	32	—	—	199
I × III	235	123				—	172	93	1 ¹⁾	—	—	139	—	—	528
I × IV	52	2 ²⁾				—	37	2 ²⁾	—	28	—	24	3 ²⁾	—	133
IV × I	36	1 ²⁾				—	16	1 ²⁾	—	21	—	18	—	—	87
I × IV	88	3 ²⁾				—	53	3 ²⁾	—	49	—	42	3 ²⁾	—	220
II × II	148	—				1 ¹⁾	—	—	123	1	—	—	—	—	308
II ^h × II ^h	60	35				—	—	44	39	4	—	—	—	—	173
II × II ^h	1	—				—	—	—	1	—	—	—	—	—	1
II ^h × II	2	—				—	—	—	3	—	—	—	—	—	4
II × II ^p	1	—				—	—	—	1	—	—	—	—	—	1
II × II	212	35				1 ¹⁾	—	44	167	5	—	—	—	—	487

Table II
Families tested by other Japanese Investigators 1916-1927

Combination	Number of Family	Son						Daughter						Total
		I	II	II ^h	III	III ^h	IV	I	II	II ^h	III	III ^h	IV	
I × I	59	82	—	—	—	—	—	61	—	—	—	—	—	143
{ I × II	17	—	—	20	—	—	—	—	—	12	—	—	—	32
{ II × I	19	—	—	15	1	—	—	—	—	15	—	—	1	32
{ I × II ^h	41	39	—	25	—	—	—	37	—	10	—	—	—	111
{ II ^h × I	50	41	—	28	—	—	—	42	—	24	1	—	—	136
I × II	127	80	—	88	1	—	—	79	—	61	1	—	1	311
{ I × III	25	—	—	—	—	33	—	—	—	—	—	24	—	57
{ III × I	15	—	—	—	—	20	—	—	—	—	—	8	—	28
{ I × III ^h	30	30	—	—	—	15	—	19	—	—	—	16	—	80
{ III ^h × I	43	28	—	—	—	28	—	21	—	—	—	10	—	87
I × III	113	58	—	—	—	96	—	40	—	—	—	58	—	252
{ I × IV	24	2	—	15	—	13	3	2	—	14	—	9	3	61
{ IV × I	14	1	—	13	—	11	—	—	—	10	—	5	—	40
I × III	38	3	—	28	—	24	3	2	—	24	—	14	3	101
II × II	51	—	80	—	—	—	—	—	54	—	—	—	—	134
II ^h × II ^h	18	11	21	—	—	—	—	13	11	—	—	—	—	56
II × II	69	11	101	—	—	—	—	13	65	—	—	—	—	190
{ II × III	9	—	—	2	—	1	7	—	—	—	—	—	5	15
{ III × II	8	—	—	—	—	—	10	—	—	—	—	—	5	15
{ II × III ^h	11	—	—	14	—	—	8	—	—	4	—	—	1	27
{ III ^h × II	7	—	—	10	—	—	2	—	—	3	—	—	3	18
{ II ^h × III	7	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	8	—	8
{ III × II ^h	9	—	—	—	—	11	5	—	—	—	—	5	6	27
{ II ^h × III ^h	17	8	—	9	—	5	2	5	—	11	—	9	8	57
{ III ^h × II ^h	19	8	—	12	—	8	—	7	—	6	—	7	1	49
II × III	87	16	—	47	—	25	34	12	—	24	—	29	29	216
{ II × IV	12	2	9	—	—	—	4	4	2	—	—	—	3	24
{ IV × II	12	—	11	—	—	—	9	—	5	—	—	—	3	28
{ II ^h × IV	8	—	3	—	—	7	7	—	2	—	—	2	—	21
{ IV × II ^h	7	—	3	—	—	6	2	—	4	—	—	3	1	19
II × IV	39	2	26	—	—	13	22	4	13	—	—	5	7	92
III × III	29	—	—	—	37	—	—	—	—	—	27	—	—	64
III ^h × III ^h	17	20	—	—	24	—	—	11	—	—	19	—	—	74
III × III	46	20	—	—	61	—	—	11	—	—	46	—	—	138
{ III × IV	3	1	—	—	4	—	—	—	—	—	3	—	2	10
{ IV × III	11	—	—	—	11	—	5	1	—	—	8	—	4	29
{ III ^h × IV	3	—	—	1	2	—	2	1	—	4	—	—	—	10
{ IV × III ^h	5	—	—	6	2	—	2	—	—	2	3	—	1	16
III × IV	22	1	—	7	19	—	—	9	2	—	6	14	—	65
IV × IV	11	—	4 ^p	—	5 ^p	—	—	8	—	3 ^p	—	3 ^p	—	30
Total	611	273	131	170	86	158	76	224	81	115	64	106	54	1538

Table V
Presumption of the Combination of Parents by the
Blood Group of Children.

Blood Group of a Child	Combination of Parents
Group OO, or $\frac{ab}{ab}$	OO × OO; OO × AO; OO × BO; AO × OO; AO × AO; AO × BO; BO × OO; BO × AO; BO × BO
Group AA, or $\frac{Ab}{Ab}$	AA × AA; AA × AO; AA × AB; AO × AA; AO × AO; AO × AB; AB × AA; AB × AA; AB × AB
Group BB, or $\frac{aB}{aB}$	BB × BB; BB × BO; BB × AB; BO × BB; BO × BO; BO × AB; AB × BB; AB × BO; AB × AB
Group AO, or $\frac{AB}{ab}$	OO × AA; OO × AO; OO × AB; AA × OO; AA × AO; AA × BO; AO × OO; AO × AA; AO × AO; AO × BO; AO × AB; BO × AA; BO × AO; BO × AB; AB × OO; AB × AO; AB × BO
Group BO, or $\frac{aB}{ab}$	OO × BB; OO × BO; OO × AB; AO × BB; AO × BO; AO × AB; BB × OO; BB × AO; BB × BO; BO × OO; BO × AO; BO × BB; BO × BO; BO × AB; AB × OO; AB × AO; AB × BO
Group AB, or $\frac{Ab}{aB}$	AA × BB; AA × BO; AA × AB; AO × BB; AO × BO; AO × AB; BB × AA; BB × AO; BB × AB; BO × AA; BO × AO; BO × AB; AB × AA; AB × AO; AB × BB; AB × BO; AB × AB
Group OO, AO, or $\frac{ab \ Ab}{ab \ ab}$	OO × AO; AO × OO; AO × AO; AO × BO; BO × AO
Group OO, AB, or $\frac{ab \ Ab}{ab \ aB}$	AO × BO; BO × AO

Blood Group of a Child	Combination of Parents
Group OO, BO, $\frac{ab}{ab}, \frac{aB}{ab}$ or $\frac{ab}{ab}, \frac{aB}{ab}$	OO \times BO; BO \times OO; BO \times BO; AO \times BO; BO \times AO
Group OO, AB, $\frac{ab}{ab}, \frac{Ab}{aB}$ or $\frac{ab}{ab}, \frac{aB}{aB}$	AO \times BO; BO \times AO
Group AA, AO, $\frac{Ab}{Ab}, \frac{aB}{ab}$ or $\frac{Ab}{Ab}, \frac{aB}{ab}$	AA \times AO; AO \times AA; AO \times AO; AO \times AB; AB \times AO
Group AA, BB, $\frac{Ab}{Ab}, \frac{aB}{aB}$ or $\frac{Ab}{Ab}, \frac{aB}{aB}$	AB \times AB
Group AA, BO, $\frac{Ab}{Ab}, \frac{aB}{ab}$ or $\frac{Ab}{Ab}, \frac{aB}{ab}$	AO \times AB; AB \times AO
Group AA, AB, $\frac{AD}{Ab}, \frac{Ab}{aB}$ or $\frac{AD}{Ab}, \frac{aB}{aB}$	AA \times AB; AO \times AB; AB \times AA; AB \times AO; AB \times AB
Group AO, BB, $\frac{Ab}{ab}, \frac{aB}{aB}$ or $\frac{Ab}{ab}, \frac{aB}{aB}$	BO \times AB; AB \times BO
Group AO, BO, $\frac{Ab}{ab}, \frac{aB}{ab}$ or $\frac{Ab}{ab}, \frac{aB}{ab}$	OO \times AB; AO \times BO; AO \times AB; BO \times AO; BO \times AB; AB \times OO; AB \times AO; AB \times BO
Group AO, AB, $\frac{Ab}{ab}, \frac{Ab}{aB}$ or $\frac{Ab}{ab}, \frac{aB}{aB}$	AA \times BO; AO \times BO; AO \times AB; BO \times AA; BO \times AO; BO \times AB; AB \times AO; AB \times BO
Group BB, AB, $\frac{aB}{aB}, \frac{Ab}{aB}$ or $\frac{aB}{aB}, \frac{aB}{aB}$	BB \times AB; BO \times AB; AB \times BB; AB \times BO; AB \times AB

Blood Group of a Child	Combination of Parents
Group BO, AB, $\frac{aB}{ab}, \frac{Ab}{aB}$ or $\frac{aB}{ab}, \frac{Ab}{aB}$	$AO \times BB; AO \times BO; AO \times AB; BB \times AO; BO \times AO;$ $BO \times AB; AB \times AO; AB \times BO$
Group: (1) OO, AO, BO (2) OO, AO, AB (3) OO, BO, AB (4) AO, BO, AB (5) OO, AO, BO, AB	$AO \times BO$; $BO \times AO$

Über die Konvergenzen

N. Gaidukov

Naturwissenschaftliche Abteilung der Universität Minsk

Referat

Die Konvergenzen gewinnen in der Lehre von der Vererbung und Variabilität eine immer größere Bedeutung. Nur diejenige genetische Schlußfolgerung wird die allein richtige sein, bei welcher die von Konvergenzen stammende Fehlerquelle vollständig ausgeschaltet wird.

Der Vortragende führt die Konvergenztafeln der Schizophyten und der Algen vor, deren Schema er im Jahre 1898 zuerst aufgestellt hat. Hierbei erläutert er, daß sich Konvergenzen völlig unabhängig von der morphologischen Ähnlichkeit, von der entwicklungsgeschichtlichen Ähnlichkeit, bilden.

Die Ursachen der Konvergenzen sind in dem zu suchen, was Gurtwitsch elementare Abläufe und Rud. Ehrenberg Biorheuse nennt.

Die Grundlagen der Selektionsarbeit mit Milchvieh in einigen Gebieten der Russischen S.S.R.

O. Garkawy

Vorst. der Abteilung für Tierzucht an der Moskauer
Landwirtschaftlichen Versuchsstation

(Mit 2 Textfiguren)

Der Begriff „Selektion“ wurde erst vor kurzer Zeit in das Gebiet der Tierzucht aufgenommen. Die Grundprinzipien der Vererbungs-wissenschaft haben zwar schon lange Zeit in der Pflanzenzucht sich systematischer Anwendung erfreut, auf dem Gebiete der Tierzucht aber, wo dem direkten Experiment besonders große Schwierigkeiten begegnen und es meistens nur durch statistische Massenbeobachtungen ersetzt werden kann, mußte man oft nur auf Grund von Analogien die Arbeitsmethoden für Selektion aufstellen und begründen.

Doch muß man sich irgend einer vorläufigen Arbeitshypothese bedienen, um sie dann auf Grund der direkten Experimente und der Massenbeobachtungen allmählich umzuarbeiten und zu vervollständigen.

In den russischen Sowjet-Republiken müssen wir in vielen Gegenden schon jetzt an die praktische Durchführung der Selektionsarbeit gehen.

Da die Haltungs- und Fütterungsverhältnisse noch nicht überall den erhöhten Anforderungen der reinen Kulturrassen entsprechen, und da ihre Einführung mit allerlei Schwierigkeiten verbunden ist, wird zur Zeit der Schwerpunkt der öffentlichen Maßnahmen auf die allmähliche Verbesserung der Landrassen gelegt. Die überwiegende Masse des Rindviehs gehört ja diesen Landrassen an, die, entsprechend den mannigfaltigsten natürlichen, historischen und ökonomischen Verhältnissen, sich zu recht verschiedenen Formen und Leistungstypen entwickelt haben.

Da man sich aber bewußt ist, daß ohne richtige Haltung und Fütterung die Leistungen und überhaupt die Eigenschaften der Tiere

nicht richtig erkannt und beurteilt werden können und daß viele potenzielle Verbesserungsmöglichkeiten in der Leistung, die den verschiedenen Tierschlägen innewohnen, noch ohne Selektion gefördert und ausgenutzt werden können, so wird in erster Linie auf die Verbesserung der Haltung und Fütterung Gewicht gelegt.

Es geschieht dies vermittels der Durchführung von staatlichen und kooperativen Maßnahmen und in erster Linie durch das allbewährte System von Kontrollvereinen¹⁾. Recht viel Aufmerksamkeit wird auch der Förderung der richtigen Aufzucht des Jungviehs gewidmet, indem man von der Überzeugung ausgeht, daß bei der kärglichen Entwicklung des Muttertieres eine Nachwirkung auf die Nachkommen stattfindet, und daß die richtige Aufzucht des Jungviehs einige Generationen hindurch durchgeführt werden muß, um die vollen Entwicklungsmöglichkeiten des Viehbestandes erst voll ans Licht zu bringen. Deshalb, wenn die verbesserte Fütterung, verbesserte Aufzucht und Selektion zur gleichen Zeit angewendet werden, wird es recht schwer, die eigentliche Ursache der eintretenden Leistungsverbesserung herauszufinden.

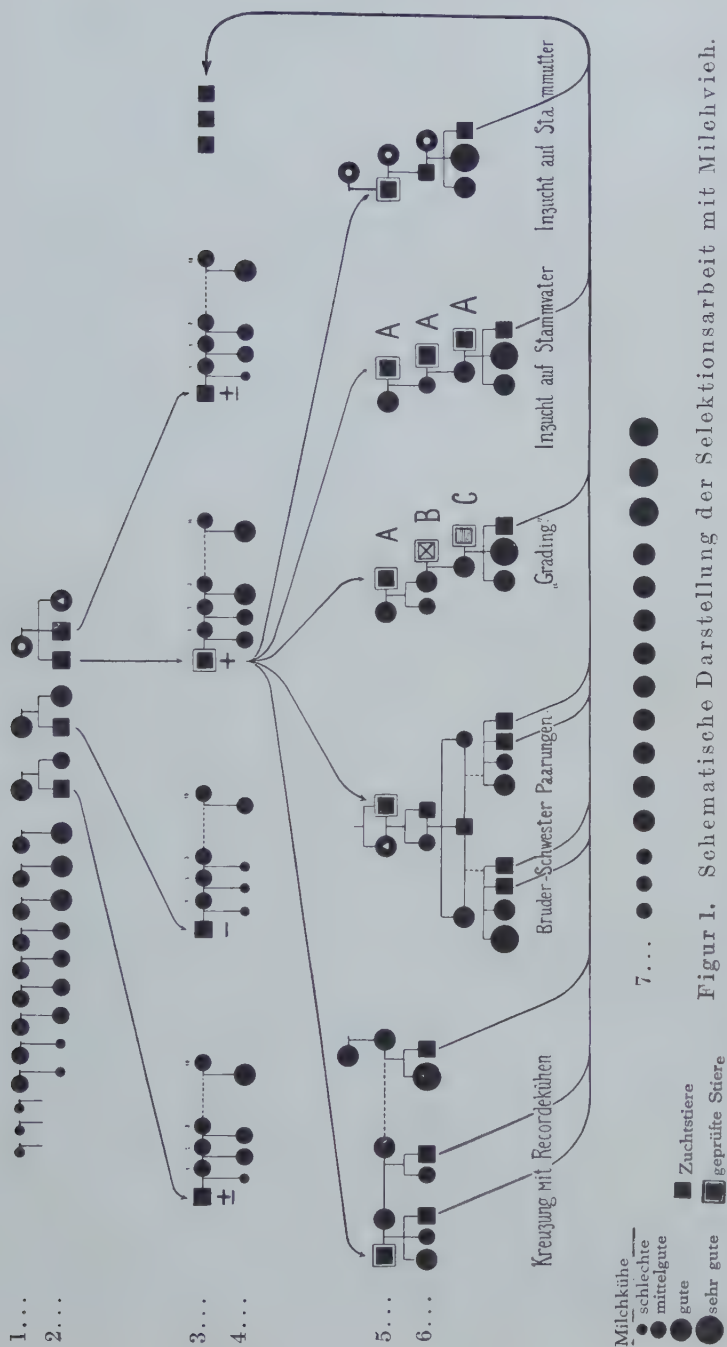
Aus allen diesen Gründen wird eine systematische Selektionsarbeit nur mit einigen Schlägen und nur auf den Gebieten der besser entwickelten bäuerlichen Tierzucht mit schon richtiggestellter Fütterung und Aufzucht, sodann in den staatlichen Großbetrieben und an den Versuchstationen angelegt.

Die Grundprinzipien der Selektionsarbeit, die zurzeit auf dem Gebiete des nordrussischen Milchviehs, speziell auf dem Gebiete seines Jaroslaver Schläges von der Moskauer Landwirtschaftlichen Versuchstation und unter Mitwirkung anderer Versuchstationen geführt wird, sind im vorliegenden Schema dargelegt (Fig. 1).

Das Ausgangsmaterial ist eine Population, die fast vollständig frei von Kreuzungen mit Kulturrassen sich erhalten hat. Nach den Zusammenstellungen, die von unserer Moskauer Versuchstation gemacht worden sind, bilden die Milchleistungen der Jaroslaver wie auch die der anderen in die Selektion bis jetzt eingezogenen einheimischen Schläge eine Variationsreihe, die ihrer Form nach ziemlich den entsprechenden Reihen anderer Rassen ähnlich ist.

Es wird zwar schon längst in der Landeszucht eine unbewußte Massenselektion betrieben, indem meistens Kuhkälber nur von besseren

¹⁾ Es funktionierten im Jahre 1926 in der Russischen S. S. R. 724 Kontrollvereine, die 31 000 Mitglieder und 53 000 eingeschriebene Kühe zählten.



Figur 1. Schematische Darstellung der Selektionsarbeit mit Milchkvieh.

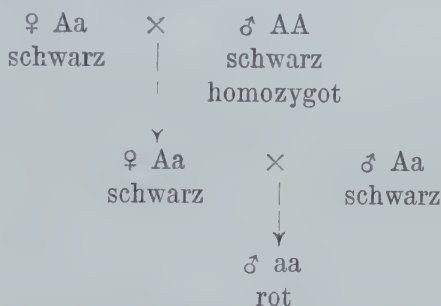
1. Die Ausgangspopulation besteht aus schlechten, mitteltguten und guten Kühen, die in ihren Leistungen eine Variationsreihe darstellen.
2. Bei der Massenauslese werden die Kulkälber von mitteltguten und guten Kühen, die Stierkälber nur von guten Mutterkühen aufgezogen.
3. Die Zuchttiere werden durch Probekreuzungen mit mitteltguten Kühen geprüft.
4. Die Tochtergenerationen bilden in bezug auf die Leistung Variationsreihen, die im Durchschnitt einen höheren, gleichen oder niedrigeren Mittelwert im Vergleich zur Mutterleistung aufweisen.
5. Die erprobten guten Zuchttiere werden zu verschiedenen Kreuzungen verwendet.
6. Ihre männlichen Nachkommen sind ständig wieder durch Probekreuzungen zu prüfen.
7. Als Zuchtziel wird eine Population mit erhöhtem Mittelwert und besseren Plusmodifikationen erstrebt.

Milchkühen aufgezogen werden. Allmählich ist man auch dazu gekommen, die Stierkälber auch nur von besseren Milcherinnen aufzuziehen. In einigen Bezirken, z. B. im Leningrad-Gouvernement, wird dieses Verfahren schon viele Jahre und systematisch durchgeführt. Nun kann aber bekanntlich eine solche Massenselektion nur einen recht langsamen Fortschritt bewirken. Die Korrelation zwischen den Milch- und Fettleistungen der Muttertiere und ihrer Töchter scheint bei einigen Populationen — je nach ihrer Heterogenität — zwar verschieden zu sein, doch ist sie im allgemeinen keine sehr große. Der Rückschlag zu dem für den gegebenen Schlag und bestimmte Haltungsverhältnisse charakteristischen Mittelwert ist schon in erster Generation sehr bedeutend. Das ist ja auch verständlich, da wir es bei den Individualleistungen der Kühe mit dem Phänotyp zu tun haben. Bei systematischer Auswahl der phänotypisch besten Individuen werden zwar in einer Population allmählich auch die genotypisch besseren Exemplare in der Fortpflanzung begünstigt, doch wirkt bei den Tieren, wo man mit einer ständigen Kreuzung zu tun hat, eine solche phänotypische Selektion sehr langsam. Die Hauptursache liegt darin, daß wir das Vatertier nicht einmal nach seiner eigenen Leistung, sondern nur nach der Leistung seiner Mutter auswählen müssen, wobei auf die Korrelation zwischen Großmutter und Enkelin gerechnet wird. Da diese Korrelation ziemlich gering und ungefähr nur noch halb so groß wie die zwischen Mutter und Tochter ist, so kann die Wirkung des Stieres, der von einer phänotypisch guten Mutter stammt oder sogar mit Beachtung der noch weiter verfolgten guten Genealogie ausgewählt worden ist, in den meisten Fällen eine nivellierende sein. Es muß deshalb das größte Gewicht auf die direkte züchterische (genotypische) Beurteilung des Vatertieres gelegt werden.

Wie ganz besonders die amerikanischen Forscher klargelegt haben, und wie in vielen Ländern sogar bei der praktischen Arbeit angenommen worden ist, ist ein solches Urteil am besten auf Grund der Leistungen der Nachkommen eines Tieres zu fällen. Eine gute Abstammung und eine reiche Ahnentafel mit vorzüglichen Leistungen der einzelnen Ahnen macht wohl die Wahrscheinlichkeit größer, daß das Tier auch selbst gut sein wird, doch bietet es keine absolute Garantie für einen ausgezeichneten Zuchtwert des Tieres. Da die besten Tiere in bezug auf Leistungsfähigkeit in keiner Weise als homozygot angesehen werden können und die homozygoten Individuen bei der zurzeit angenommenen Polymerie der Faktoren, die die Milchleistung kontrollieren, überhaupt nur als seltene Ausnahmen vorkommen können, so haben wir mit einer

ständigen Spaltung zu rechnen, auch wenn wir mit genotypisch guten Ahnen zu tun haben. Meistens aber besitzen die großen Milcherträge der Ahnen, die in den Stammbüchern figurieren, nur phänotypischen Charakter und deshalb haben sie vom Standpunkte der Genetik keinen ausschlaggebenden Wert.

Als Beispiel von Spaltungen beim Rinde kann man einen Fall anführen, der in der Jaroslaver Zuchtherde an der Moskauer Landwirtschaftlichen Versuchsstation beobachtet worden ist und der sich auf das Verhalten der dominanten schwarzen Farbe (gegenüber der rezessiven roten) bezieht. Ein schwarzer Zuchtstier, der zehn Jahre alt ist und auf Grund vieler Kreuzungen als homozygot in bezug auf die schwarze Farbe anerkannt werden kann, hat einen roten Enkel bekommen. Die genetischen Formeln der anderen Ahnen, die durch anderweitige Kreuzungen festgestellt wurden, sind folgende:



Somit ist nicht nur die Homozygotie des Großvaters, sondern sogar überhaupt der Faktor der schwarzen Färbung verloren gegangen.

Deshalb sollte man eigentlich, vom Standpunkte der rationellen Selektion gesehen, jedes Zuchttier auf Grund seiner Nachkommen beurteilen können. Es kann leider eine vollständige diallele Kreuzung, wie sie sich mit Fischen nach Johs. Schmidt einrichten läßt, wobei beide Geschlechter gleichzeitig geprüft werden, beim Rindvieh nicht durchgeführt werden. Doch können die Zuchtbullen auf Grund der Kreuzungen mit verschiedenen Kühen erprobt werden. Dazu muß man sie möglichst früh — mit Beginn ihrer Zuchtreife — zur Kreuzung mit einer Anzahl Kühe verwenden, wobei diese Anzahl groß genug sein muß, um eine reelle Beurteilung zu ermöglichen. Das Urteil wird dabei auf Grund der Differenz zwischen den mittleren Leistungen der Mutter- und Tochtergeneration gefällt. Es müssen aber dabei einige Bedingungen erfüllt werden, um diese Zuchtproben richtig zu gestalten.

Vor allem muß die Standardabweichung (σ) der untersuchten Größen bei der betreffenden Population und bei gegebenen Haltungsverhältnissen festgestellt sein, um die Anzahl der Mutter-Tochterpaare, die zur Analyse des Zuchtstieres erforderlich sind, auf Grund der variationsstatistischen Sätze zu berechnen. Der Mittelwert für 1198 Jahreserträge von 332 ausgewachsenen Jaroslaver Kühen, die in Großbetrieben gehalten wurden, beträgt $2.757 \pm 29,3$ kg Milch mit einer Standardabweichung $\sigma = 533,3$ kg. Für das Jaroslaver Vieh wird von uns eine Minimalzahl von 10 Mutter-Tochterpaaren gefordert (wozu zirka 25 Kühe zur Kreuzung verwendet werden müssen, um die nötige Zahl der Kuhkälber zu sichern). Auch bei dieser Anzahl darf die Differenz zwischen den mittleren Jahresleistungen der Mutter- und der Tochtergeneration nicht geringer als zirka 700 kg pro Kuh sein, damit sie nicht unter der dreifachen Fehlergröße liegt und man bestimmt beurteilen kann, ob ein Stier verbessernd oder verschlechternd wirkt. Bei 50 Mutter-Tochterpaaren wäre entsprechend eine Differenz von zirka 325 kg erforderlich. Wird die Differenz kleiner, oder ist bei gegebener Differenz die Anzahl der Probepaare eine geringere, so ist diese Differenz nicht mehr reell und bedeutet nur einen kleineren oder größeren Grad der Wahrscheinlichkeit für die Richtigkeit des Urteils. (Die Verhältnisse sind auf einem unter Mitwirkung der Assistentin Fräulein E. Romanoff zusammengestellten Schema dargelegt, siehe Fig. 2.)

Bei einer größeren Standardabweichung sind höhere Anforderungen zu stellen, da dabei größere Leistungsdifferenzen zwischen zwei Mutter-Tochtergruppen in einem bestimmten Prozentsatze nur als Resultat des Zufalls, nicht aber unbedingt als Zuchtergebnis bei Kreuzung mit einem genotypisch besser (oder schlechter) beschaffenen Zuchtstiere zustande kommen können.

Weiter ist zu beachten, daß die Probekühe, die zur analytischen Kreuzung mit dem betreffenden Zuchtstiere verwendet werden, am besten eine der Population (eventuell der Stammherde) entsprechende mittlere Leistung aufweisen sollen. Wie schon erwähnt, findet immer bei der Zucht ein Rückschlag zum Mittelwerte statt. Der Rückschlag ist aber nicht so vollständig, wie es in „reinen Linien“ der Fall ist, und es besteht immer, wie schon betont, eine Korrelation zwischen Mutter- und Tochtermilchleistungen. So gering sie auch sein mag, wird sie immer auf die Resultate der Probekreuzung einen Einfluß ausüben. Die Resultate werden deshalb nicht gleich, je nachdem ein Zuchtstier mit mittleren, sehr guten oder sehr schlechten Kühen gekreuzt wird. Bei schlechten Mutter-

tieren ist ein Erfolg nur zu leicht erreichbar. Bei ausgewählten sehr guten Milcherinnen wird es im Gegenteil sehr schwer, sogar für einen „präpotenten“, genotypisch wertvollen Zuchstier die Tochtergeneration auf einen gleich hohen Leistungsertrag wie den der Mütter zu bringen, da die letzteren in der Mehrzahl eine Gruppe von Plusmodifikationen darstellen werden, die nicht leicht bei einer begrenzten Töchterzahl sich wieder-

Differenz zwischen den mittleren Jahresleistungen
der Mutter- und der Tochtergruppe

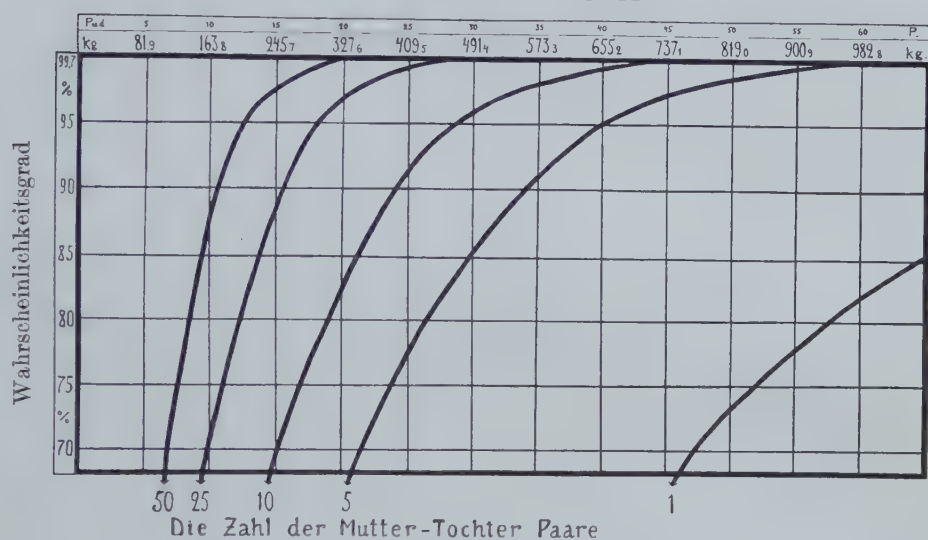


Fig. 2. Bestimmung des Wahrscheinlichkeitsgrades einer wirklich stattgefundenen Zuchtwirkung des Stieres bei der Probekreuzung, je nach der Größe der Leistungsdifferenz zwischen der Mutter- und der Tochtergruppe und der Zahl der bei der Kreuzung verwendeten Mutter-Tochterpaare.

Die Berechnung gilt für den Fall, wenn die Muttertiere für die Probekreuzung aus der Population wahllos herausgerissen werden. Wenn nur mittelgute Kühe verwendet werden, so darf die Differenz entsprechend geringer sein (in diesem Falle etwa um ein Viertel).

NB. Die Gewichtsahlen sind in russ. Pud rund angegeben und in kg umgerechnet.

holen können. Um dabei die eigentliche Wirkung des Stieres zu beurteilen, soll man dann zuerst die theoretisch wahrscheinliche Leistungshöhe der Töchter unter Berücksichtigung des Regressionsquotienten ausrechnen, um sie dann erst mit der wirklichen Leistung zu vergleichen. Turner z. B. hat sogar eine spezielle Formel für eine entsprechende Berechnung

aufgestellt. Nun ist es einfacher, wenn möglich, direkt mittelgute Kühe für die analytische Kreuzung zu verwenden, um eine solche Umrechnung zu vermeiden. Die besseren Kühe sollten ja überhaupt nur mit schon erprobten Zuchtstieren gekreuzt werden.

Wie es in dem Schema angedeutet ist, werden die zur Kontrollkreuzung verwendeten Stiere zwischen den Nachkommen der besten Milcherinnen der Population gewählt, um die Wahrscheinlichkeit zu erhöhen, bessere Genotypen zu finden. Man muß aber darauf vorbereitet sein, daß nur ein relativ kleiner Prozentsatz als genotypisch hervorragend (homozygotisch in bezug auf mehrere Faktoren oder wenigstens mit einem besseren reicheren Faktorensortiment ausgerüstet) sich erweisen wird und daß ein großer Teil der Zuchtstiere als mittelwertig abzuschätzen sein wird. Es wird aber schon einen Fortschritt bedeuten, wenn auch nur die geringwertigen Stiere frühzeitig genug erkannt und von der Zucht ausgeschaltet werden.

Um die Zahl der genotypisch wertvollen Tiere zu vergrößern, müssen die Kontrollkreuzungen als Massenmaßnahme durchgeführt werden, mit spezieller staatlicher und genossenschaftlicher Unterstützung.

Wenn nun ein Zuchtstier als genotypisch wertvoll erkannt worden ist, was zirka in seinem fünften Lebensjahre stattfinden kann, muß er möglichst lange für die Zucht verwendet und aufbewahrt werden.

Einerseits muß er dabei zur allgemeinen Hebung der Zucht benutzt werden, wozu er in der Regel mit den besten Milchkühen der Population gekreuzt werden muß, um gutes weibliches Material und weitere Generationen von Zuchtstieren zu produzieren. Da aber, wie schon hervorgehoben, die Tiere nicht homozygotisch sind, müssen unbedingt Spaltungen vorkommen, so daß die Söhne eines geprüften Stieres unbedingt durch erwähnte Kontrollkreuzungen ihrerseits wieder auf ihren Zucht-wert geprüft werden müssen, was auf dem Schema durch entsprechende Pfeiler angedeutet ist.

Bei systematischer Verwendung von immer neuen, aber nur erprobten Zuchtstieren wird dabei allmählich das System des Grädings ermöglicht und die Zucht auf eine höhere Stufe gebracht.

Es besteht aber die Möglichkeit, daß zur richtigen Zeit entsprechend gute Stiere nicht zur Verfügung stehen. Es müssen deshalb hervorragende erprobte Zuchtstiere zur Konsolidierung der Zucht auch mittels der Inzucht verschiedenen Grades verwendet werden. Die größte Homozygotie wird dabei durch das System von Bruder-Schwesterkreuzung erreicht. Nun sind selbstverständlich zwei Linien, die von einem Bruder,

aber von zwei verschiedenen Schwestern abstammen, wieder nicht identisch und können weiter getrennt gezüchtet werden. Wir kommen somit zu der Linienzucht mit all ihren Vor- und Nachteilen. Die enge Inzucht wird von vielen Züchtern gefürchtet, da sie zu einer Ausartung der Linie führen kann. Wie jetzt von vielen Biologen aber klargelegt worden ist (für Rindvieh z. B. speziell von Chr. Wriedt), kann eine Inzucht nur dann schädliche Resultate aufweisen, wenn schon im Ausgangsmaterial im verborgenen Zustande schädliche oder sogar letale Faktoren vorhanden waren, die durch Inzucht in homozygoten Zustand gebracht werden und dadurch in Wirksamkeit treten. Man muß deshalb mit einem bestimmten Prozentsatz von Ausartung der Linien dabei rechnen. Der Schaden wird aber voll gedeckt durch die Erfolge, die mit prosperierenden ingezüchteten Linien erreicht werden.

Nun kann der einzelne Züchter das Risiko nicht auf sich nehmen, es muß der Staat im Interesse der Gemeinschaft dabei eintreten. So kann das System der Inzucht nicht als Massensystem für bäuerliche Verhältnisse empfohlen werden, wie Professor Kronacher seinerzeit auch betont hat, kann aber an den Versuchsstationen und in den Staatsdomänen sehr intensiv durchgeführt werden und findet auch bei uns statt.

Außer der Bruder-Schwesterkreuzung kann auch eine Inzucht auf den Vater (oder seltener auf die Mutter) stattfinden, wie wir es auch auf der Versuchsstation Moskau in den letzten Jahren gemacht haben. In dieser Weise bekommt man sozusagen eine „Wiederholung“ des Stammtieres oder auch seine Verkörperung im entgegengesetzten Geschlecht. (Selbstverständlich läßt sich das eine oder das andere Schema in der Praxis selten vollständig durchführen und es kommen alle möglichen Kombinationen vor.)

Bei der Inzucht müssen die individuell schlechten Tiere, wie es gleichfalls bei der Massenselektion geschieht, aus der Zucht ausgeschaltet werden, die mittelguten aber können im Notfalle mit Recht für die Zucht weiter verwendet werden, wie es auch auf dem Schema angedeutet ist. In diesem Falle ist ihr Phänotyp für die Auswahl nicht ganz maßgebend, da die genotypisch wertvollsten Tiere aus Modifikationsumständen eine phänotypisch nur mäßige Leistung aufweisen können.

Nach einer Inzuchtperiode muß man, bevor man zur Massenproduktion einer bestimmten prosperierenden Linie schreitet, die einzelnen Zuchtstiere durch entsprechende Kreuzung wieder erproben. Dieses Verfahren muß überhaupt zum grundsätzlich wichtigsten Moment in der Tierselektion werden.

Die weiblichen Tiere können leider in der Rindviehzucht auf ähnliche Weise nicht geprüft werden, da sie zu wenig Nachkommen hinterlassen. Sie müssen deshalb mehr auf indirektem Wege beurteilt werden. In erster Linie kommt, außer der eigenen Leistung, die Abstammung in Betracht, wobei nicht nur die Leistungen der weiblichen Ahnen betrachtet werden müssen, sondern in einem noch größeren Maße die Zuchtqualität des Vaters.

Dann kommt als wichtiges Beurteilungsmoment die Anwesenheit von erprobten und in der Zucht gut bewährten Brüdern und Söhnen hinzu. Ein Zusammentreffen mehrerer guter Verwandten hinauf und hinab in der genealogischen Tafel und in den Seitenzweigen gibt für eine solche Schätzung die bessere Grundlage.

Die Schwierigkeiten, die bei der Durchführung einer systematischen Selektion auftreten, sind recht groß, besonders wenn man mit kleinbäuerlichen Verhältnissen, wie sie in Rußland vorherrschen, zu rechnen hat. Sie können und werden aber durch das Kooperieren der Einzelzüchter umgangen.

Auf den Gebieten der Milchwirtschaft in der R. S. F. S. R. spielt der Allrussische Verband der milchwirtschaftlichen Genossenschaft „Maslozentr“ mit seinen Kreisverbänden die Rolle eines organisierenden Zentrums. Es werden unter seiner Mitwirkung in den Hauptstätten der Milchviehzucht spezielle Tierzüchterverbände organisiert, die vom Staate und von kooperativen Gemeinschaften Unterstützung erhalten. Es werden dabei einige größere geschlossene Bezirke in die Zuchtarbeit einbezogen, die 1500 bis 2000 Tiere eines gegebenen Schlages einschließen. Es werden dort spezielle Tierzuchtinspektoren angestellt und unter ihrer Leitung die ganze Viehmasse in züchterischer Beziehung als eine einheitliche große Herde organisiert. Eine größere Anzahl von Kühen wird kurzfristigen Leistungsprüfungen unterzogen und die besseren in die Kontrollvereine aufgenommen, wo sie dann unter ständiger Beobachtung verbleiben. Alle diese Kühe werden samt ihren Nachkommen in ein Herdebuch eingetragen, so daß alle im Gebiete eines solchen Zuchtverbandes arbeitenden Bullen nach der Leistung ihrer Nachkommen geschätzt werden können. Es wird hiermit auch den Anforderungen der Genetik Rechnung getragen, daß möglichst alle 100 % der Nachkommen (nicht nur die besseren, in die Stammbücher eingetragenen Tiere) zu beachten sind. In solchen Zuchtgebieten werden die angestellten, genossenschaftlichen

Zuchtstiere systematisch erprobt und teilweise auch Linienzucht getrieben. Die Aufzucht des Jungviehs wird dabei nach bestimmten Normen vorgenommen, so daß für gute Entwicklung der jungen Tiere gesorgt und gegenseitiger Vergleich von aufeinanderfolgenden und gleichaufgezogenen Generationen möglich gemacht wird.

In nächster Verbindung mit diesen Zuchtzentren steht die vor kurzem angelegte Arbeit der betreffenden Versuchsstationen, die Selektionsherden besitzen. Für diese Herden werden die besten Milcherinnen mit Rekordleistungen angeschafft, Zuchtstierprüfung geführt und Linienzucht mit Anwendung von Inzucht getrieben. Die aufgezogenen jungen Zuchtstiere werden in den bäuerlichen Zuchtzentren angestellt und weiter erprobt, so daß ganze Linien und Familien unter die Aufsicht der Versuchsstation allmählich gestellt werden.

Die Versuchsstationen sind zur Zeit mit Feststellungen von allerlei Konstanten beschäftigt, die für richtige Beurteilung der Leistungen erforderlich sind (Einfluß von Alter, Kalbemonat, Länge der Trockenperiode usw.) und arbeiten die empfehlenswertesten Fütterungsnormen aus.

In Verbindung mit den Versuchsstationen und unter ihrer Leitung werden auch die Selektionsherden in einer Anzahl Staatsdomänen organisiert und in gleicher Weise systematische Zuchtstierprobekreuzungen durchgeführt. Es wird dabei in jeder Domäne nur an einer oder zwei bestimmten Zuchtlinien gehalten, um sie gründlich zu erproben, sogar mit dem Risiko, daß einige Linien versagen werden. Sollten einige bessere Linien sich dabei herausgearbeitet haben, so wird man sie in der Zukunft synthetisieren können, vorläufig aber werden sie getrennt und mit Verwendung einer intensiven Inzucht geführt.

Alle besseren Individuen eines Schlages werden in das vom Staate geführte Stammbuch (getrennt für jede Rasse) eingetragen und die Resultate jährlich veröffentlicht.

Die ganze Selektion wird in erster Linie auf die Erhöhung der Milchleistung geführt, die nach dem Milchertrage in den ersten 300 Melktagen nach dem Kalben geschätzt wird. Für jüngere Tiere wird eine Umrechnung auf volle Leistung vorgenommen. Im weiteren werden der Fettgehalt der Milch und die Gesundheit der Tiere berücksichtigt. Auf Fettgehalt wird nur eine mäßigstrenge Selektion getrieben, indem solche Tiere, die einen bestimmten Fettgehalt, der etwas kleiner als der mittlere für die Population ist, nicht erreicht haben, von der Selektion ausgeschlossen werden. Die Körperformen werden nur insoweit berücksich-

tigt, daß Tiere mit ausgesprochenen Defekten oder kranke Tiere zur Zucht nicht verwendet werden.

So ist unser Selektionsschema in seinen Grundprinzipien und in seinen Organisationsformen, wie es zurzeit durchgeführt wird, gebaut.

Wir stehen erst am Anfang der Arbeit und sind uns ganz der allergrößten damit verbundenen Schwierigkeiten bewußt. Gerade bei dieser Arbeit ist aber die Aufklärung der verschiedensten Vererbungsfragen von besonderer Wichtigkeit, und wir begrüßen die Gelegenheit, die gerade heute mit dem Kongreß dazu gegeben wird, neben dem Begriff von „Tierzucht“ auch den Begriff der „Tierselektion“ gebrauchen zu dürfen. Wir sind uns auch darüber ganz klar, daß nur insoweit wie die allgemeinen biologischen Grundlagen der Vererbungserscheinungen aufgeklärt werden, sich auch die angewandten Vererbungsdisziplinen — die verschiedenen Selektionszweige — mit Erfolg entwickeln werden können.

The Relations of Cytology to Genetics in *Oenothera*

R. Ruggles Gates

University of London, King's College

In the twenty years that have elapsed since my first paper on *Oenothera* was published there have been many developments in the theory of mutations. The genus appears to be unique in the number of surprises and genetical conundrums it is capable of presenting to the investigator. Partly for this reason, the evening primroses will always rank among the pioneers in genetical discovery. In the hands of de Vries they were the basis of the first scientific pedigree experiments in plant breeding; and a quarter century of intensive activity with this group has elapsed since the publication of the mutation theory first served to bring them into the foreground of biological and evolutionary research.

Many attempts have been made to set them aside as without significance, either because their problems were too complicated to be analysable or because, as alleged hybrids, they could have no evolutionary value. Yet they represent the material in which many fundamental genetical discoveries have been made, — the basis for many conceptions which have since been successfully applied to other genera. The *Oenotheras* have always been a group difficult to grapple with genetically, but their very complications have offered attractions to the persistent investigator. When the history of genetics comes to be written, the researches on *Oenothera* will be seen to form a connected thread of developing conceptions, particularly in relation to the nature and significance of variation, extending over a period of more than forty years since de Vries began his observations on *Oenothera Lamarckiana* in the disused potato field at Hilversum in 1886.

It may also, I think, be justly claimed that *Oenothera* more than any other was the pioneering genus in the correlation of cytology with

genetics. The startling find, in 1906, that some *Oenothera* mutants contain chromosome numbers different from that of the parent form, was the prelude to the working out of the first correlation between chromosome morphology and external form, if we except the discovery of the sex-chromosomes in insects. Many points in this correlation which were slowly and painfully won in *Oenothera*, have since been duplicated, with the greater ease of traversing a known road, in other genera, notably *Datura* and *Drosophila*. But while other genera, particularly *Drosophila*, have swept on to triumph in the Mendelian field, the paucity of ordinary Mendelian behaviour in *Oenothera* has always been a difficulty. Only now do we appear to have an adequate explanation for this.

As regards the meiotic history of the chromosomes, the early cytological work in 1908 clearly, I think, demonstrated their end-to-end arrangement and the whole telosynaptic account of the reduction divisions. That result has since been abundantly confirmed and strengthened by the work of many investigators. This creates difficulties for the theory of crossing over in *Oenothera*, a subject which will be referred to later.

Another landmark in the work with *Oenothera* has been the analysis through intercrossing, chiefly by de Vries and by Renner (1925), of the genetic composition or "complexes" in many species. The existence of such complexes of grouped characters, first observed by de Vries in the twin hybrids *laeta* and *velutina*, appears to receive its explanation in the linkages between chromosomes of different pairs which occur during the critical stages of the reduction division. It is probable that such interchromosomal linkages will also be found to form a basis for peculiar phenomena of inheritance in certain other genera. The genus *Rumex*, in which similar interchromosomal connections have been described by Kihara (1927), should be studied genetically from this point of view.

While the formation of a chain of chromosomes by constrictions in the single spireme was described in detail twenty years ago (Gates, 1908) in the early cytological work with *Oenothera*, it is only in their recent work of Cleland, Håkansson, Oehlkers, Schwemmle, Sheffield and others that the resulting delicate connections are recognised as normally persisting on to the heterotypic spindle. It is this persistence of the connections between chromosomes which gives these connections genetic significance, since it results in their influencing or completely deter-

mining (according to the amount of persistent linkage) the distribution of chromosomes which will take place.

Since the linkages are relatively fixed for each species and mutant of *Oenothera* hitherto examined, with the exception of *Oe. Agari*, this amounts to the discovery of a new type of nuclear differentiation between species. Among forms studied recently in my laboratory by Miss F. M. L. Sheffield¹⁾, *Oe. novae-scotiae* and *Oe. eriensis* each have a ring of 14 chromosomes in diakinesis, which resolves itself into a zig-zag arrangement on the heterotypic spindle; *Oe. ammophila* has a ring of 12 and one free pair; *Oe. mut. rubricalyx* has a ring of six and four pairs; while *Oe. Agari*, which belongs to *Euoenothera* and refuses to cross with species of the *Oe. biennis* group, shows no constant arrangement but a variety of conditions, including rings of three chromosomes. *Oe. Agari* is nevertheless a very uniform species, and curiously enough no cases of non-disjunction have been found in it, although they are fairly common in the pollen meiosis of other species. The proportion of sterile pollen and non-viable seeds in *Oe. Agari* is also relatively low. This species in fact belongs in a separate group with sub-terminal sepal tips.

Two questions of prime importance in connection with these persistent chromosome linkages are, (1) How have they arisen, and (2) What is their relation to the widespread linkage of characters found in *Oenothera*? We may first consider the question from an evolutionary point of view. The evidence seems fairly clear that the large-flowered *Oenotheras* were primitive in the genus, and that as they extended northwards in North America at the end of the Pleistocene, species with progressively smaller flowers were thrown off (see Gates, 1915, p. 41). If that is the case, *Oe. biennis* would be a derivative of *Oe. Lamareckiana* or some similar form, as Boedijn (1924) concludes. Other still smaller-flowered northern forms, such as *Oe. muricata*, *Oe. novae-scotiae*, and *Oe. eriensis*, would be derived in turn from species of intermediate flower-size, such as *Oe. biennis*. Now the last three species all show a ring of 14 chromosomes in diakinesis, while *Oe. biennis* is at present unique in having usually two rings of six and eight chromosomes respectively, although these are sometimes combined into one ring.

I formerly suggested that failure of pairing was due to lack of attraction between homologues, resulting from hybridity; and Federley,

¹⁾ *Annals of Botany*, Vol. 41, Oct. 1927.

for instance, has shown that such failure to pair occurs in hybrid moths of the genus *Pygaera*. In *Oenothera*, however, we find *Oe. Lamarchiana* and *Oe. ammophila*, whose native habitats are unknown, both having a single pair of chromosomes and a ring of twelve, although the latter species is a small-flowered sand dune type. As the small-flowered forms are regularly self-pollinating, it is difficult to suppose that they are less homozygous than the large-flowered, open-pollinating species. On the other hand, *Oe. grandiflora* from Alabama, a large-flowered open-pollinating species, has all its chromosomes regularly in pairs. The related *Oe. Hookeri* also has seven pairs, while its segregate *Oe. franciscana* has five pairs and a ring of four. This group therefore shows a maximum amount of pairing, although it must be assumed that there is also a maximum amount of crossing in these species. On the contrary, *Oe. suaveolens*, which may be closely related to *Oe. grandiflora* although it is not known wild in America, has 12 or 14 chromosomes linked. That crossing can decrease the amount of pairing is shown in the case of *Oe. rubricalyx*, since the pure race has four pairs of chromosomes, while Sutton's "Afterglow", which resulted from crossing with *Oe. grandiflora*, was found by Cleland to have only three pairs. Similarly, while *Oe. franciscana* has five pairs and a ring of four, the form *sulphurea* derived from a cross with *Oe. biennis* has one pair and a ring of twelve. It is conceivable of course that the small-flowered forms with a ring of 14 chromosomes are the persistent results of crosses which took place between larger-flowered species ages ago and remain constant through chromosome linkage rather than through apogamy. The chromosomes of these forms would then be non-homologous, or at least corresponding chromosomes would differ in many factors. Whether homologous chromosomes differing in a number of factors show a decrease in mutual attraction is not known, but it is highly probable. The arrangement of the chromosomes on the heterotypic spindle as well as the frequent linkages have long led one to take the view that there is probably no sharp line of distinction between homologous and non-homologous chromosomes in *Oenothera*.

From one point of view, the persistent linkages of the chromosomes are really a failure of the spireme to complete its segmentation, and may therefore be looked upon as a failure in development. Where pairing occurs, it appears that the attraction between a chromosome and its mate is great enough to cause the severance of the connection with a chromosome of the next pair. Where the linkages persist, it would

appear that the attractions between homologous and non-homologous chromosomes are approximately equal. Indeed, in such cases it might be held that the distinction between homologous and non-homologous chromosomes had disappeared, except that the cytological evidence indicates that each chromosome has a fixed place in the ring. The studies of Belling (1927) on the chromosomes of triploid *Daturas* have further shown that the two ends of a chromosome are differentiated as regards their attractions, and it would appear in general that the attractions between chromosomes are the resultant of the specific attractions between their corresponding genes, similar genes showing mutual attraction while dissimilar ones do not.

When we consider, however, the chromosome arrangements in some of the *Oenothera* mutations, it becomes difficult to suppose that they depend simply on attractions between corresponding genes. Something else appears to be determining how many linkages shall take place, unless we assume that to produce a single mutant separate gene mutations have occurred in several chromosomes. Thus while *Oe. Lamarckiana* has a ring of twelve chromosomes and one pair, the mutant *rubrinervis* has four pairs, while its derivative *deserens* has seven pairs, as has also *blandina*, a direct mutation from *Lamarckiana*. Again, *oblonga* has usually a ring of five and five pairs. Thus we appear to get a progressive increase in the amount of pairing in the mutations as compared with the parent form. *Oe. blandina* first appeared in the offspring of a cross between *lata* and *semilata*. It is homozygous in crosses, produces very few empty seeds (no lethal factors) and is constant except for the occasional appearance of a mutant *spiralis*. That its chromosomes are all paired is therefore significant, but there is nothing to indicate how or why this increase in pairing took place. *Deserens*, also with seven pairs, agrees with *blandina* in being homozygous, without empty seeds, and in not producing any of the *Lamarckiana* mutations; nor are mutations produced when *blandina* and *deserens* are crossed together. Their stability would thus appear to be connected with the complete chromosome pairing. It would be useful to know whether *decipiens*, a mutation which de Vries groups with these two in all its behaviour, also has its chromosomes in pairs. From this point of view, the mutations from *Lamarckiana* appear to be more homozygous and to show a corresponding decrease in capacity for the production of fresh mutations.

These sudden linkage changes of the chromosomes in the mutations

are of even greater interest than the linkage differences between wild species, but until we know the chromosome arrangements in a larger number of mutants no further interpretation of the significance of these nuclear changes is possible. The relative fixity of arrangement in each type, however, shows that it is a phenomenon of much importance in connection with mutation processes: and the changes in chromosome attractions involved indicates that re-arrangements may have taken place within some of the chromosomes, possibly involving a new, symmetrical distribution of genes which were previously attached to non-homologous chromosomes. Such a supposition is not unlikely when we consider that all of the configurations leading to the formation of the spireme and its segmentation at fixed points to form the linked chains and pairs of chromosomes, must be the result of innumerable specific attractions and repulsions between "chromatin" particles. A mere change in the arrangements of such particles may, however, be insufficient to explain the origin of *e. g.*, the mutant *rubrinervis* from *Lamarckiana*. There may be some other change, of which this re-arrangement is a consequence or an accompaniment.

Possibly, however, the assumption of a re-arrangement of particles between chromosomes in a mutation such as *rubrinervis* might be avoided altogether. If the degrees of attraction which cause linkages between non-homologous chromosomes or pairing between homologous ones are purely relative, then certain new chromosome combinations resulting from a previous irregularity in the distribution of successive linked chromosomes on the heterotypic spindle might be such that a greater number of pairs would be formed than before. We need more evidence before these possibilities can be further considered.

An important discovery has been made by de Vries (1925) which bears indirectly on this question. He found that when *Oe. biennis* mut. *gigas* is crossed with *Oe. biennis* and the triploid form so obtained is crossed back with *Oe. biennis* again, a whole series of trisomic mutations is obtained, corresponding (parallel) to those of *Oe. Lamarckiana*. This happens notwithstanding the fact that *Oe. biennis* itself seldom produces mutations. It shows that the architecture of the germplasm is very similar in *Oe. biennis* and *Oe. Lamarckiana*, or more specifically, that the chromosomes of *biennis* form a series corresponding in general to those of *Lamarckiana*. It moreover confirms the original view that the trisomic mutations at least are the result of particular combinations of whole chromosomes. It is quite likely that several other species

of this group, which are known to produce certain parallel mutations, also have their germinal material similarly arranged in the chromosomes. Incidentally it may be pointed out that this remarkable parallelism in the mutational capacities of *Oe. biennis* and *Oe. Lamarckiana* makes it doubly difficult to suppose that the latter species is a hybrid between *Oe. biennis* and some other unrelated form.

At a time when *lata* and *semilata* were the only trisomic mutants known, it was suggested (Gates, 1915, p. 181) that there might be seven types of such mutants corresponding to the seven haploid chromosomes.

De Vries and Boedijn (1923) have since grouped the numerous trisomic mutants now known into six groups, each depending on a different extra chromosome, leaving the "central chromosome", which is apparently never duplicated, by itself, probably because the resulting mutant is non-viable. In this "central" chromosome pair, which apparently carries the *lacta-velutina* groups of factors, the majority (until recently the whole) of the Mendelian mutation genes are also placed.

Turning now briefly to the second question, that of the relation between chromosome linkage and the linkage of characters in *Oenothera*, there seems no doubt that such a general relation exists. The twin hybrid types produced in *Oe. biennis* \times *Lamarckiana* and in many other crosses are well known. The double reciprocal hybrids of *Oe. biennis* and *Oe. muricata*, which revert to the "outside grandparents", were described by de Vries in 1911 and are now recognised as throwing a clear light on the germinal constitution of these species. Renner's subsequent analysis of the complexes in *Oenothera* species has done much to show their genetic composition and relationships. The different results obtained in crosses between *Oe. grandiflora* and *Oe. rubricalyx* (Gates, 1914) seemed for a time anomalous. For these hybrids gave in F_2 a great range of forms with every intergrade, so that they were unclassifiable into types. There was "every conceivable degree of intermediacy" between the parent species; and the double reciprocal hybrids, instead of reverting to the grandparental types, gave a series of forms much like those of the F_2 . Now that we know that *Oe. grandiflora* has seven free pairs of chromosomes while *Oe. rubricalyx* has four free pairs, such results can be understood. Conversely, when the double reciprocals revert to the grandparents this may be ascribed to chromosome linkage. Similarly, Davis (1917) found in the double-reciprocal crosses of *Oe. biennis* with *Oe. franciscana* (five free pairs) "much greater

variety of segregation" than in *biennis-muricata* hybrids, both the latter species having their chromosomes in linked chains. One of the most striking cases of this kind is recently described by Oehlkers (1926). *Oe. suaveolens* \times *Oe. strigosa* gives in the F_1 the twin types *flava* and *albata*, the former splitting into many forms in F_2 while the latter shows less variation. He found that in *flava* the chromosomes are all in pairs while in *albata* there is a single pair and a chain of twelve.

That linked chromosomes are the basis of the "complexes" so characteristic of most *Oenothera* hybrids is a hypothesis on which we may safely proceed. This opens up a field of investigation of much significance.

There are difficulties, however, in applying this view without reserve. For instance, factors for petal-size seem to segregate even when nothing else does. For several years I have been carrying on extensive series of petal measurements in crosses, which it is hoped will throw some light on this matter.

The ordinary Mendelian behavior in *Oenothera* needs also to be harmonised with these phenomena of chromosome linkage. Only brief reference can be made here to this subject. Until recent years the only simple Mendelian differences recognised were *brevistylis*, *sulphurea*, *cruciata* and various *nanella* forms, which are recessive, and *rubricalyx* which is dominant; but these factors were known only in different species or races, so that their germinal relationship to each other was undetermined. Shull (1921) has since described three Mendelian mutants from *Oe. Lamarckiana*: *funifolia* with revolute leaves; *pervirens* with an absence of red pigment from the bud cones and stem papillæ; and *vetaurea* having the yellow petals tinged with red pigment. It is probably significant that *vetaurea* appeared in the F_1 of a cross between *Lamarckiana* and a form carrying the *rubricalyx* factor for excessively red buds.

More recently Shull (1925) has described another gene mutation, *supplena*, a form with double flowers, which is closely linked with the factor for old-gold petals but is said to show (Shull, 1927) a percentage of crossing-over which ranges in different families from 0.057% (1 in 1757) to 2.83% (3 in 106). This means that the crossing-over frequency is fifty times as great in one family as in another. Such a range of variation in frequency makes the phenomenon of crossing-over in *Oenothera* quite a different one from that in *Drosophila*. Shull claims to have now demonstrated three independent groups of linked factors in

Oe. Lamareckiana. We may suspend judgment about the nature of the crossing-over here until the chromosome linkages in the mutations *supplena* and *retaura* are known.

A considerable number of good Mendelian mutations are now recognised in *Oenothera*, at any rate exceeding the haploid number of chromosomes. Shull has described linkage and crossing-over for a number of them. The case of *retaura* and *supplena*, in which full data regarding the percentage of crossing-over are given, shows such variation that it is too early to decide whether this crossing-over depends on the usual supposed exchange within a pair of homologous chromosomes or whether it has some other significance. It is possible that in species-crosses the differences are linked by linkage of the chromosomes, while ordinary Mendelian or gene differences arise in a chromosome and cross over with its mate just as they do in *Drosophila*. But a harmonisation of the fact that no cytological mechanism for such crossing-over appears to exist in *Oenothera*, has still to be found.

In this statement it has only been possible to touch upon certain features of the relations between cytology and genetics in *Oenothera*. Many points remain obscure, but great progress has clearly been made in the last twenty years of investigation. The nature and significance of the chromosome linkages constitute just now a dominant problem in this field, the solution of which will add another important chapter to the history of genetics.

References

- Belling, J. 1927. The attachments of chromosomes at the reduction division in flowering plants. — *Journ. Genetics*, 18: 177—205.
- Boedijn, K. 1924. Die systematische Gruppierung der Arten von *Oenothera*. — *Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbungslehre*, 32: 354—362.
- Davis, B. M. 1917. Some inter- and back-crosses of F_1 *Oenothera* hybrids. — *Genetics*, 2: 155—185.
- Gates, R. R. 1908. A study of reduction in *Oenothera rubrinervis*. — *Bot. Gazette* 46: 1—34.
- 1914. Breeding experiments which show that hybridization and mutation are independent phenomena. — *Zeitschr. f. Abst.- u. Vererbungslehre*, 11: 209—279.
- 1915. *The Mutation Factor in Evolution*, with particular reference to *Oenothera*. — London: MacMillan.
- Kihara, H. 1927. Über das Verhalten der "end to end" gebundenen Chromosomen von *Rumex acetosella* und *Oenothera biennis* während der heterotypischen Kernteilung. — *Jahrb. f. wiss. Bot.* 66: 429—460.

- Oehlkers, K. 1926. Erbllichkeit und Zytologie einiger Kreuzungen mit *Oenothera strigosa*. — *Jahrb. f. wiss. Bot.*, 65: 401—446.
- Renner, O. 1925. Untersuchungen über die faktorielle Konstitution einiger komplexheterozygotischer *Oenotheren*. — *Bibliotheca Genetica*, Leipzig, 9: 1—168.
- Shull, G. H. 1921. Three new mutations in *Oenothera Lamarckiana*. — *Journ. Heredity*, 12: 354—363.
- 1925. The third linkage group in *Oenothera*. — *Proc. Nat. Acad. Sciences*, 11: 715—718.
- 1926. "Old-gold" flower color, the second case of independent inheritance in *Oenothera*. — *Genetics*, 11: 201—234.
- 1927. Crossing over in the third linkage group in *Oenothera*. — *U. S. Proc. Nat. Acad. Sciences*, 13: 21—24.
- De Vries, H. 1925. Die latente Mutabilität von *Oenothera biennis* L. — *Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbungslehre*, 38: 141—199.
- De Vries, and K. Boedijn. 1923. On the distribution of mutant characters among the chromosomes of *Oenothera Lamarckiana*. — *Genetics*, 8: 233—238.

Inter-Racial Inheritance in Man

R. Ruggles Gates

University of London, Kings College

Abstract

(Preliminary abstract of a paper in press in Journ. Roy. Anthropol. Inst.)

An important need, both for genetics and anthropology, is for accurate data on the results of interracial crossing. There have been no studies on this subject which are satisfactory from a genetical point of view. What is required is that the results of an original cross should be accurately followed as regards the inheritance of the differences through several generations. Difficulties of interpretation are increased because conclusions have to be drawn from various back-crosses and from marriages of individuals having different fractions of the racial ancestry.

The present observations were made in Northern Ontario, where marriages between Indians, Whites and crossbreds have long taken place. The pedigrees also show a large amount of interbreeding. In the Lake Temagami district the White ancestors included French Canadians, Scotch and English; the Indians were chiefly Crees and Ojibways. The Crees are relatively lean and narrow-faced while the Ojibways have rounder faces. The Whites in this ancestry frequently had blue eyes, while the Indians apparently always had intensely "black" eyes and very dark skin.

The inheritance of eye colour and skin colour has been particularly studied. The various mixed crosses show different grades of skin pigmentation, and at least two independent pairs of factors for skin pigmentation must be involved. As regards eye colour, one finds Indian-white mixtures with different grades of brown and also with essentially blue eyes. At least two factors for brown eye pigment are

necessary to produce the intense "black" eye of the Indian. Probably there are three or four such factors. In these pedigrees, individuals occur with medium dark skin and blue eyes, with only a few flecks of brown pigment. The hypothesis is suggested that certain factors for melanin pigment in the skin produce it also in the eyes, while others do not affect the eye pigmentation. This is in accord with the conditions in certain mammals.

Klonenauslese bei Obstunterlagen

W. Gleisberg

Institut für gärtnerische Botanik und Pflanzenzüchtung,
Pillnitz bei Dresden

(Mit 3 Textfiguren)

Bei der züchterischen Bearbeitung der Obstsorten ist zu unterscheiden zwischen der Notwendigkeit durch wissenschaftlich begründete, möglichst einfache Maßnahmen in kurzer Zeit für den praktischen Obstbau Vorteile zu erzielen, anderseits der systematischen Durcharbeitung zur theoretischen Klärung von Zusammenhängen, deren Ergebnis sich häufig erst nach Jahrzehnten für die Praxis auswerten läßt. Der erste Weg wird dann erfolgreich beschritten werden, wenn unter kritischer Würdigung der Erfahrungen der praktischen Obstanzüchtung und -kultur nach dem jeweiligen Stande der wissenschaftlichen Erkenntnis an den Punkten eingegriffen wird, die für die Ertragsunsicherheit im Obstbau vor allem mit verantwortlich sind.

Ein Beispiel! Trotz aller Maßnahmen des Pflanzenschutzes hat sich in Deutschland im Laufe eines Vierteljahrhunderts der amerikanische Stachelbeermeltau derartig zu einem wirtschaftlichen Schädiger entwickelt, daß es selbst unter dem Einfluß günstiger Standortbedingungen kaum eine Stachelbeerkultur gibt, die von ihm völlig verschont geblieben ist. Der Kombinationszüchtung wird zwar gelingen, meltauimmune und zugleich in der Frucht qualitativ wertvolle Sorten zu züchten. Ihre vielleicht langwierige Arbeit kann aber der augenblicklichen Lage der Stachelbeerzüchtung nicht schnelle Hilfe bringen. Daher werden die Bekämpfungsmaßnahmen, vor allem mit schwefelhaltigen Mitteln, zunächst ihre Bedeutung behalten. Hier findet nun die Selektionszüchtung, ohne tiefeschürfende Probleme der Genetik lösen zu können, kurzfristige Aufgaben. Bei den Sorten, die durch Schwefelmittel zu frühzeitigem Blattwurf gebracht werden, gibt es immer einzelne Individuen, die dem Schwefel gegenüber verschiedengradig resistent sind. Diese offenbar durch vegetative Spaltung ent-

stehende praktisch wertvolle Eigenschaft muß den Sorten durch Klonselektion — in diesem Falle also nicht Unterlagen, sondern Edelreis-selektion — erhalten werden. Diese Selektion hat noch eine weitere wirtschaftlich wertvolle Nebenbedeutung, weil die Schwefelresistenz, wie unsere Ketziner Untersuchungen gezeigt haben, offenbar zu der Resistenz gegenüber *Pseudopeziza ribis* Kleb., dem Pilz der Blattfallkrankheit, in Beziehung steht.

Während die systematische Durcharbeitung der theoretischen Grundlagen der Obstzüchtung Sache der in einigen Ländern schon vorhandenen Spezialforschungsinstitute für den Obstbau und anderer wissenschaftlicher Institute ist, sollte das Feld der Züchtung mit relativ kurzfristigen praktischen Zielen in der Baumschule sein. Im allgemeinen verhalten sich jedoch die Baumschulen züchterischer Arbeit gegenüber spröder als andere Pflanzenbauzweige. Das ist zum Teil dadurch verständlich, daß langwierige Vorarbeiten ohne sofortige wirtschaftliche Auswertung viel Land beanspruchen, das die Betriebe schwer entbehren können, zum Teil aber daraus, daß bei dem bisher fehlenden Schutz der Züchtungen und dem nivellierenden Einfluß der Preispolitik die züchterische Arbeit, deren hoher volkswirtschaftlicher Wert gar nicht abzusehen ist, sich für die züchtende Baumschule nicht rentiert, ein Zustand, der die Beachtung der Landesstellen verdient, denen die Förderung des Obstbaues obliegt. Nicht Obstsortimente, nicht Maßnahmen zur Schädlingsbekämpfung, sondern an erster Stelle die züchterische Förderung der Obstzucht greift an die Wurzel der Schäden, unter denen der Obstbau aller Kulturländer zu leiden hat. Es ist daher von nicht zu unterschätzender Bedeutung, wenn eine Großbaumschule wie Späth, Berlin, erstrebt, nach züchterischen Gesichtspunkten die Jungpflanzenanzucht aller Obstarten zu betreiben.

Bei allen Hauptobstarten des gemäßigten Klimas ohne Ausnahme: Apfel, Birne, Pflaume, Kirsche, zum Teil auch Pfirsich und bei den Beerenobstarten, Johannis- und Stachelbeere ist ein Hauptfaktor der Ertragsunsicherheit die Unterlage, d. h. die fremde Wurzel bzw. Wurzel und Stamm, auf die die Edelsorte nach den verschiedenen technischen Methoden der Baumschulpraxis, den Veredelungsmethoden, aufgesetzt ist, so daß aus zwei erbungleichen Gebilden eine Lebensgemeinschaft entsteht. Die angewandte Vererbungswissenschaft hat die Bedeutung der Unterlagenfrage erkannt und hat das züchterische Ziel gesetzt, für jede Obstsorte die für sie geeignetste Unterlage zu züchten.

Die aufgesetzten Edelreiser einer Sorte, die, stets vegetativ vermehrt, einem Reisklon angehören, bieten eine gewisse Gewähr für erbliche Einheitlichkeit. Wenn ständig beobachtete, gut tragende und gesunde Mutterbäume zur Edelreisgewinnung benutzt werden, vor allem in Hinblick auf die Möglichkeit einer vegetativen Aufspaltung und Bildung von Spielarten, dann ist die Unterschiedlichkeit der Reiser auf physiologische Abweichungen eingeengt, die Ertragssicherheit, soweit sie das Edelreis mitbringt, also hoch. Jedenfalls ist die Herabzüchtung durch Zufälle der Reiserentnahme unbewußt. Andererseits sind durch Reiserauswahl schon in irgendeiner Hinsicht verbesserte Nebenformen einer Sorte gewonnen worden.

Der andere, und zwar der für die Ernährung und die Anpassung an die jeweiligen Bodenverhältnisse wichtigste Teil der Lebensgemeinschaft, der den Biotyp des Edelreises wesentlich zu beeinflussen vermag, die Unterlage, ist dann bewußt erblich verschiedenartig, wenn sie aus Samen gewonnen wird. Auf Sämlingsunterlage stehende Edelreiser bieten daher in der Baumschule selbst bei sorgfältigster Auswahl der Edelaugen auch nach physiologischen Gesichtspunkten in ihren Wuchsverhältnissen ein buntes Gemisch. So ausgedehnt die Diskussion über die Unterlagenfrage in den Obstbaufachkreisen ist, so basiert sie doch auf nicht exakten Meinungen. Das gilt für die aus Samen und die vegetativ vermehrten Unterlagen. Man ist sich über das Mangelhafte der Unterlagenzucht aus Sämlingen klar, findet aber keinen Weg für die Erklärung. So sucht man den Grund für die mangelhafte Ausgeglichenheit u. a. in der Saatgutgewinnung. Früher wurden z. B. Wildsämlinge von Äpfeln aus Bosnien, Serbien, Rumänien, Bulgarien oder den baltischen Randstaaten allein als geeignete Hochstammunterlage bezeichnet, heut wird auf den Vorzug von Edelsämlingen hingewiesen. Andere bevorzugen Mostäpfel, wie den Roten Trierer Weinapfel, Großen Rheinischen Bohnapfel, Roten Eiserapfel. Ähnlich liegt es bei Birnen, wo man nur Sämlinge gewisser Edelsorten, wie Rote Bergamotte, Pastorenbirne, Boscs Flaschenbirne oder gewisse Wirtschaftssorten, wie Großer Katzenkopf, dann von kleinfrüchtigen Sommersorten, wie Sommer-Magdalene, Sommer-Honigbirne, vor allem aber von Mostsorten, wie Wildling von Einsiedel, Große Rommelter, Weilersche, Betzelsbirne, Lemps-Mostbirne, Späte Graubirne u. a. allein als Hochstammunterlagen anerkennen will. Bei Kirschen hat man sich zwar vor allem auf die hellfrüchtige, silberweißrindige, glattstämmige Wildvogelkirsche als beste Unterlage für süßfrüchtige Edelsorten geeinigt, und doch besteht ein durch keine exakten

Versuche gestützter Streit der Meinungen fort, ob Süß- und Sauerkirschen nur auf Süßkirschensämling oder mit Vorteil Sauerkirschen nur auf Sauer- und Süßkirschen nur auf Süßkirschensämling zu veredeln seien. Ebenso kann man bei Pflaume, deren Unterlagenproblem, wie das von Pfirsich noch schwieriger als das von Kirsche ist, einen Meinungskampf um verschiedene Sämlinge wie St. Julien, Myrobalane, Bühler Zwetsche, Sandow-Pflaume sehen, in dem Zufälligkeiten der einen oder anderen der Vorrang verschaffen. Wie die bisherigen Feststellungen in der Ketziner Baumschule von Späth gezeigt haben, ist in den praktischen Beobachtungen offenbar ein Kern, der Beachtung verdient: Die Bedeutung der Auswahl des Saatgutes. Der Unterschied des Saatgutes ist aber weniger eine Folge seiner Sortenabstammung, als vielmehr seiner Herkunft mit allen ihren Boden- und Klima-, Ernährungs-, Bestäubungs- und Reifebedingungen. Es mag daher möglich sein, bei genauer Herkunftsbezeichnung und bei Feststellungen am Herkunftsort zu einer Bonitierung von Obstsaaten zu kommen. Damit sind jedoch nicht die trotzdem innerhalb jedes Sämlingssatzes derselben Herkunft bestehenden erblichen Unterschiede beseitigt. Damit sind auch so abwegige Anschauungen ad absurdum geführt, daß es gelingen würde, blutlausteste Unterlagen durch Aussaat von Samen „hochgradig blutlaustester“ Sorten, z. B. Charlamowsky, Schöner von Nordhausen, Jakob Lebel, Gravensteiner, Northern Spy usw. zu erhalten. Abgesehen davon, daß die Blutlaustestigkeit milieubedingt ist, dürfte nach den Erfahrungen über die Vererbbarkeit eines derartigen Merkmales, das wahrscheinlich durch eine Serie von Erbfaktoren bedingt ist, die Zahl der wirklich blutlaustimmigen Pflanzen in einer Aussaat sehr gering sein. Sie herauszufinden, um sie baumschulmäßig zu verwerten, ist praktisch unmöglich. Die Saatgutfrage in diesem Sinne trifft nicht den Kern der Unterlagenfrage, wenn sie auch Beachtung verdient und sicherlich in Zukunft wird mehr beachtet werden müssen als bisher. Das kann hier nur kurz angedeutet werden.

Wenn heut noch in praktischen Obstzuchtbüchern zu lesen ist, daß die Unterlagen, z. B. für Äpfel und Birne zu gliedern seien in: 1. starkwachsende Sämlinge oder Wildlinge und 2. schwachwachsende, meist ungeschlechtlich vermehrte Zwergunterlagen, so entspringt auch aus dieser falschen praktischen Lehrmeinung einerseits viel nutzlos vergeudete Arbeit der Baumschulen, andererseits ist sie geeignet, die Entwicklung aus dem heutigen Durcheinander zu einer gesunden Obstzucht zu hemmen.

Es ist die unterste Stufe einer primitiven Auslese, wenn in einer Baumschule die Sämlinge, gleich welcher Herkunft, nach dem zweiten Vegetationsjahre, also vor dem Veredelungsjahre, nach ihrer Wüchsigkeit sortiert werden. Wird das mit dem Ziele durchgeführt, nur die starkwüchsigen der ersten beiden Vegetationsjahre zur Hochstammzucht zu verwenden, dann werden die Hochstammunterlagen zwar nicht gleichzuwerten sein, sie sind aber ausgeglichener als das Ausgangsmaterial. Die Auswahl in stark- und schwachwüchsige nach den ersten beiden Vegetationsjahren stellt noch, wie die Baumschulquartiere zeigen, eine Anzahl modifikativ geförderter, erblich schwachwüchsiger zu den Hochstammunterlagen, der Hauptteil aber ist sichtlich erblich starkwüchsig. Die starkwüchsigen aber haben — hierin gibt jede Baumschule Belege für die Hatton'schen Feststellungen, — durchaus nicht gleichmäßig starke Wurzel, sondern sind in ihrer Bewurzelung sehr verschieden, so daß in jedem Hochstammquartier auch nach der primitiven Sortierung der Unterlagen vor dem Pflanzen, besonders bei dem Herausnehmen der Bäume zum Verkauf, die Mischung verschiedenartiger erblicher Typen besonders an der Bewurzelung deutlich wird.

Besteht in einer Baumschule die Gepflogenheit, Sämlinge, die in den ersten beiden Wachstumsjahren schwach geblieben sind, zu pikieren und nach Kräftigung doch als Wildlingsunterlage für Hochstämme zu verwenden, so ergibt sich ein hoher Prozentsatz kümmernder Stämme, deren Wildlingsunterlage also, wenn nicht äußere Schäden vorliegen und das Kümmeren mit bedingen, erblich schwachwüchsig ist.

Wir wissen heut nach den Untersuchungen vor allem Hattons, Amos', Grubbs u. a., daß alle Wild- und Edeläpfel und -birnen, alle Kirschen und Pflaumen, deren Kerne zur Unterlagenzucht benutzt werden, bei Aussaat stark-, mittel- und schwachwüchsige Typen liefern, die also bei sachgemäßer Auswahl Unterlagenmaterial für Hoch- und Halbstämme, für Buschbäume und Spaliere ergeben können. Das kann in jeder Baumschule bestätigt werden, wie es Ketziner Untersuchungen bestätigen konnten, so daß wir uns im wesentlichen die Hatton'schen Feststellungen als auch für unsere Verhältnisse gültig zu eigen machen können.

Wie soll die Auswahl erfolgen? Mit einzelnen Pflanzen eines Phänotyps wäre die Geeignetheit als Unterlage nicht festzustellen. Dazu wären Klone notwendig. Daher muß das Ziel der Baumschulen sein, Klone der verschiedenen günstig erscheinenden Sämlingstypen zu gewinnen. Es ist also notwendig, alle Formen zur vegetativen Ver-

mehrung zu bringen. Ist das erreichbar, dann wird es auch leicht sein, nach Auslese spezieller Typen aus dem Bestande einer Samenaussaat besonderer Herkunft oder Sorte oder einer bestimmten Wildform zu der geeignetsten Unterlage für jede Obstsorte zu gelangen.

In der Obstbaupraxis ist die Vielförmigkeit der bisher vegetativ vermehrten Unterlagenarten, z. B. von Splittapfel oder Doucin und von Paradies vom Apfel und der Apfelquitte als Zwergunterlage für Birne, von *Ribes aureum* für Johannis- und Stachelbeere schon lange erkannt worden, und hat zu ähnlichen Meinungserörterungen geführt wie die Sämlingsunterlagenfrage. Man unterscheidet auch hier gewisse Typen als besonders geeignet, so z. B. unter den Doucinformen den holländischen und Metzer Doucin, während der französische Doucin amélioré als empfindlich gegen trockne kalte Winter abgelehnt wird. Mit Vorurteil wird vor dunkelrindigen, hellpunktigten Doucinformen gewarnt. Aber keine dieser Formen kann als erbliche Einheit fixiert werden. Wenn auch ihr Ursprung gewöhnlich nicht nachweisbar ist, ist doch anzunehmen, daß sie aus verschiedenen einander ähnlichen Sämlingen gewonnen worden sind, also ein Klongemisch darstellen. Nachdem nach Hattons Untersuchungen heut die scharfe Grenze zwischen starkwachsenden Sämlingen und schwachwüchsigen vegetativ vermehrten Unterlagen gefallen ist und wir wissen, daß selbst ein starkwüchsiger Paradies wie ein Wildling einen Hochstamm liefert, hätte die Arbeit an den bisherigen Zwergunterlagen keine größere Bedeutung, wenn sie nicht so viel wertvolles Unterlagenmaterial hinsichtlich ihrer Triebbildung, Bewurzelungsfähigkeit und Veredelbarkeit enthielten, und schließlich auch die Ertragserfahrungen für die Erhaltung und sachgemäße Selektion der Typen sprächen.

In den Baumschulen L. Späth in Ketzin wurde darum mit der Doucin- und Paradiesklonauslese begonnen, um in diesen schon immer vegetativ vermehrten Formen einen gut selektionierten Bestand zu haben. Ziel der Selektion war nach der alten Verwendungsart der beiden Typen: Buschbaumunterlage aus Doucin und Spalierunterlage aus Paradies.

Nach Vergleichsanbau verschiedener Doucin- und Paradiestypen in Klonen fand klonmäßige Vermehrung der besten Typen statt. Jetzt werden die Apfelzwergformen nur noch auf Abkömmlingen der ausgewählten Typen veredelt. Am weitesten gediehen ist die Klonauslese und Klonvermehrung bei Doucin, von dem die Baumschule jetzt schon in der Lage ist, anderen Baumschulen bewurzelte Triebe abzugeben,

so daß bei systematischer Weiterarbeit und verständnisvoller Unterstützung auch durch die Verbraucher bei auf diesem Doucin veredelten Buschbäumen einer Edelsorte in einiger Zeit ein großes in beiden Komponenten: Unterlage und Edelreis erblich weitgehend einheitliches Material vorliegen wird. Auf diesem Klonmaterial veredelte Apfelbuschbaumquartiere sind im Gegensatz zu den Quartieren mit Wildlingsunterlage von einer auffallenden Ebenmäßigkeit im Wuchs, die besonders durch die gleiche Höhe der Bäume die Quartiere an den Spitzen wie glattgeschnitten erscheinen läßt. Diese Gleichmäßigkeit der Entwicklung ist für die einheitliche Bearbeitung einer Plantage von großem Wert. Die genauere Beschreibung dieser Klontypen würde an dieser Stelle zu weit führen¹⁾.

Es muß bemerkt werden, daß im Interesse der Reinhaltung der Klon eine weitergehende Beaufsichtigung notwendig ist, da vegetative Aufspaltungen auftreten. Vielleicht ist mancher in den Baumschulen vorhandene Satz von Doucin oder Paradies ursprünglich ein Klon gewesen und nur durch Aufpflanzen von derartigen Sproßvariationen oder -mutationen zu einem Formengemisch geworden.

Die sichtlich guten Erfahrungen, die mit der Doucin- und Paradiesklonselektion gemacht wurden, wiesen der Ketziner Baumschule den Weg für die Vereinheitlichung des Unterlagenmaterials auch für Apfelhochstämme.

Die erste Auswahl der Wildlingsformen für die Gewinnung von Hochstammklonen erfolgte vor einigen Jahren nach ihrem Vermögen zur Adventivwurzelbildung. Es gibt Wildsämlinge, die in dichtem Bestande in genügend feuchter Lage bis etwa 40 cm über dem Erdboden Luftwurzelbüschel bilden (Fig. 1). Andere sind mit den üblichen Maßnahmen, z. B. in dem Ketziner Mineralboden, schwer zur Adventivwurzelbildung zu bringen. Wir können bez. des verschiedenen Bewurzelungsvermögens die Hattonschen Beobachtungen bestätigen, wenn es auch noch nicht möglich ist, bei der noch fehlenden Klassifikation die Typen mit den Hattonschen zu identifizieren. Im weiteren Verlauf der Arbeit wird das aber zur internationalen Verständigung über die jeweils benutzten Unterlagenformen notwendig sein. Bedauerlich ist nur, daß infolge der praktischen Gesichtspunkte der Baumschule manche Form, die nicht nur von wissenschaftlichem, son-

¹⁾ Alle Klontypen wurden gelegentlich der Exkursion Falkenrehde-Ketzin vorgeführt.

dern auch zur Vertiefung der weiteren praktischen Arbeit von in Zukunft wirtschaftlichem Interesse wäre, zur Vereinfachung der Selektionsarbeit wird ausgeschaltet werden müssen.



Fig. 1
Apfelwildsämling mit Luftwurzelnbüscheln
über dem Erdboden

Bei anderen Untersuchungen über die Bewurzelung von Steckreisern konnte ich die Wirkung von verschiedenen organischen Säuren, vor allem Humussäure und Milchsäure, auf die Wurzelbildung u. a. von Edelobstreisern feststellen. Daher lag der Gedanke nahe, durch Humuszuführung in den Boden eine ähnliche Wirkung auf die Triebe zu erreichen. Die nun in der Baumschule durch Torfzuführung erfolgende

Humifizierung hat tatsächlich, soweit bisher zu sehen ist, das erwartete Ergebnis gebracht. Es kann wohl heute gesagt werden — und das ist für die weiteren Arbeiten sehr wichtig — daß praktisch jeder Wildtyp

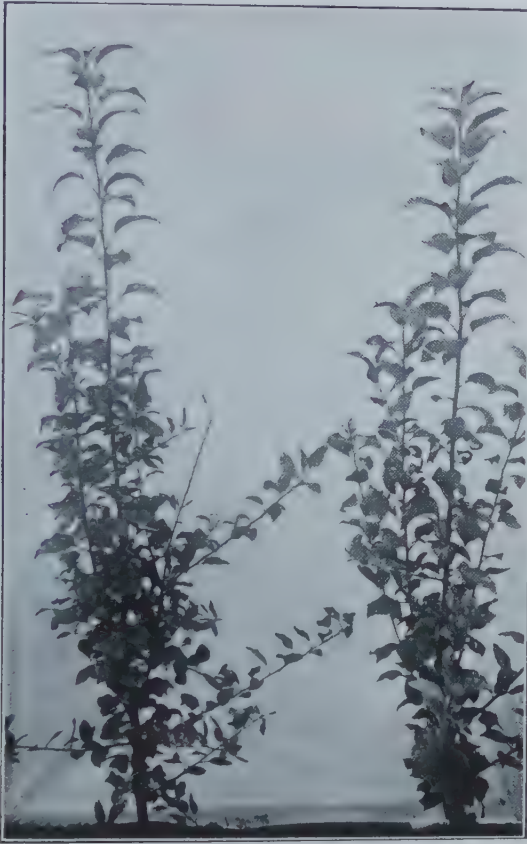


Fig. 2a

Stark- und geradwüchsiger „Hochstamm“-Klon
Die Einzelpflanze vieltriebig und großblättrig (1926)

zur Bewurzelung gebracht werden kann, wenn die geeignete Humus-Mineralboden-Sandkomposition gefunden ist. Es bedarf noch der Prüfung, inwieweit eine Säurereizwirkung und inwieweit eine Wirkung der H-Ionen oder anderes vorliegt.

Eine nähere Beschreibung einzelner der Wildlingstypen von denen schon Klone vorliegen, muß ich mir ebenfalls hier versagen (Fig. 2 und 3

greifen zwei extreme Typen heraus). Die Hauptgesichtspunkte der Auslese sind: 1. Gewinnung von Unterlagentypen für verschiedenwüchsige Sorten bzw. für die verschiedenen Obstkulturformen, 2. starke Triebbildung der Stöcke im Interesse einer schnellen Vermehrung, 3. kräftiges Dicken- und Internodienwachstum der Triebe im ersten Vegetationsjahre, 4. gleichmäßig gute Ausbildung von Adventivwurzeln an allen Trieben eines Stockes, 5. kräftige Grob- und Faserwurzelbildung nach dem Verpflanzen



Fig. 2b

Drei Pflanzen desselben „Hochstamm“-Klones wie in 2a nach dem Zurückschneiden auf 15 cm mit reicher Triebbildung: 1 und 2 dieselben Pflanzen wie in 2a, Pflanze 3 hat von einem vom weißen Strich an niederliegenden Trieb senkrechte Nebentriebe gebildet (1927)

und Veredeln, 6. Resistenz gegenüber tierischen und pilzlichen Schädlingen. Schädlingsbekämpfung erfolgt in den Selektionsquartieren nicht.

Um im Vergleich mit anderen Apfformen Anhaltspunkte über die Blutlausanfälligkeit zu erhalten, sind einige Typen der Zweigstelle Naumburg der Biologischen Reichsanstalt zur Prüfung der Blutlausimmunität übergeben. Die für den Obstbau wichtigste Frage der Blutlausbekämpfung durch Erzielung blutlausresistenter Formen ist zweifellos die der Unterlagenresistenz. Die Blutlausherde an den oberirdischen Pflanzenteilen sind durch direkte Maßnahmen zu bekämpfen, nicht aber

oder wenigstens praktisch unzulänglich die Herde am Wurzelhals und an den obersten Wurzelverzweigungen. Darum erscheint auch der Ketziner Baumschule die Prüfung der Wurzelresistenz der für die Klonauslese gewonnenen Unterlagen ganz besonders notwendig. Die Prüfung der Unterlagen auf Blutlausanfälligkeit hat aber nicht nur für die Wurzel Bedeutung. Unter den Ketziner Klontypen gibt es starkwüchsige, grad-schäftige Formen, die vielleicht geeignete Stammbildner für Kronen-



Fig. 3 a
Schwachwüchsiger, wenigtriebiger „Spalier“typ (1926)

veredelung sind. Dann gäbe also die Unterlage Wurzel und Stamm, wodurch ihre Blutlausresistenz für die Gesamtpflanze noch wertvoller wäre.

Es kann nur noch kurz darauf hingewiesen werden, daß wie beim Apfelwildling auch die Klongewinnung aus Birnenwildlingen in Ketzin geplant ist. Auch bei Birnensämlingen wurde die Vielförmigkeit und ihr verschiedengradiges Bewurzelungsvermögen festgestellt. Die Auslesearbeit bei der schon immer vegetativ vermehrten Quitte wird den Weg gehen, der bei Doucin und Paradies mit Erfolg beschritten worden ist.

Auf die schwierigen Vorarbeiten, die für die schwerer vegetativ vermehrbaren Unterlagen von Kirsche und Pflaume sowie Pfirsich durch-

zuföhren sind, soll nicht eingegangen werden. Die Hattonschen Untersuchungen können auch hierin bestätigt werden.

Die *Ribes aureum*-Arbeit, die sich nicht nur auf Selektion vorhandener Klongemische beschränken, sondern auf Gewinnung neuer Klone durch Aussaat beziehen soll, ist bei dem guten Bewurzelungsvermögen von *Ribes aureum*-Stecklingen und von behäufelten Trieben leichter als die der Steinobstarten zu lösen.



Fig. 3b

Dieselben Pflanzen des „Spalier“-Types in 3a nach dem Zurückschneiden auf 15 cm mit spärlicher, schwächerer Triebbildung (1927)

Jedenfalls ist in allen Fällen das Ziel durch Auslese von Klonen und ihre später ausschließliche Verwendung zu einem in der Bewurzelung einheitlicheren Material zu kommen, das in seiner Wirkung auf das Edelreis ein ausgeglicheneres Pflanzenmaterial in Wüchsigkeit, Blühbeginn und Ertrag liefert. Im Zusammenhang mit diesen praktischen Auslesearbeiten mit möglichst kurzfristig gestecktem Ziele tauchen zahlreiche Probleme auf, die in obstwirtschaftlichem Interesse dringend nach Bearbeitung verlangen, deren Bearbeitung aber einem staatlichen Spezialinstitut überlassen werden muß, das uns leider heut noch fehlt. Der mutige Akt der Selbsthilfe einer privaten Wirtschaftsstelle, unter den heutigen schwierigen Wirtschaftsverhältnissen Arbeiten von der allgemeinen Tragweite wie die der Unterlagenselektion, in die Hand zu nehmen, ist vielleicht ein Wegweiser auf dem Wege, der auch im Obstbau größten Wirtschaftserfolg nur bei höchster wissenschaftlicher Vervollkommnung verspricht.

Demonstration einiger in Südafrika wildwachsender Pflanzenbastarde sowie dort vorkommender Kreuzungsprodukte verschiedener Menschenrassen

Ergebnisse einer Reise durch Südafrika 1926—1927

J. P. Lotsy und W. A. Goddyn

(W. A. Goddyn, Leiden)

Dr. Lotsy hat in den letzten Jahren in verschiedenen Weltteilen Reisen gemacht mit dem Zweck, das Vorkommen und die Entstehung von Bastarden in der Natur zu studieren. Es handelt sich dabei um die Frage: Entstehen in der Natur Bastarde öfters und in genügender Menge, um für die Evolution einen Wert zu haben? Seine Erfahrungen berechtigen ihn, diese Frage bejahend zu beantworten.

Auf seiner letzten Reise habe ich Dr. Lotsy als Assistent begleitet und mit ihm zusammen gearbeitet. Die Demonstration beim V. Internationalen Kongreß für Vererbungswissenschaft diente hauptsächlich dazu, einen Eindruck zu geben von den Populationen hybridogener Natur, welche wir auf unserer Reise durch Südafrika angetroffen haben. Neben Bastarden der einheimischen Flora kommen auch Bastarde zwischen Menschenrassen dabei in Betracht.

Besonders fruchtbar zeigte sich die Gattung *Cotyledon* für Bastardstudien. Die aufgefundenen Kreuzungen werden hier den Namen nach angeführt:

- Cotyledon paniculata* × *C. Wallichii*,
- Cotyledon paniculata* × *C. cacaloides*,
- Cotyledon teretifolia* × *C. coruscans*,
- Cotyledon teretifolia* × *C. Beckeri*,
- Cotyledon teretifolia* × *C. gracilis*,
- Cotyledon coruscans* × *C. Beckeri*,
- 、 *Cotyledon coruscans* × *C. gracilis*?

Die für die südafrikanische Flora wichtigen Euphorbien zeigten ebenfalls hybridogene Populationen. An Photos und Zeichnungen wurde ersichtlich gemacht, wie gewisse südafrikanischen Formen der Gattung *Euphorbia* aus Kreuzung baumartiger (wie *Euphorbia tetragona*) und strauchartiger (wie *Euphorbia coerulescens*) Euphorbien hervorgegangen sein können. Dies trifft zu wenigstens für die Verbreitung dieser Formen im Fishriver-Distrikt. Ein anderer Bastard wurde im Norden von Transvaal angetroffen, an einer Stelle, wo *Euphorbia ingens* und *Euphorbia Cooperi* nebeneinander vorkommen. Überall, wo kreuzbare Linneonten in der Natur zusammentreffen, entstehen Bastarde. Es sei hier noch erwähnt:

Aloë speciosa × *A. pluridens*, u. a. Aloë-Bastarde,
Hypoxis stellata, eine hybridogene Population,
Gladiolus maculatus × *G. Watsonianus*, u. a.,
Satyrium coriifolium × *S. bicornis*, u. a.,
 die *Protea*- und *Pelargonium*-Bastarde,
Rhus leavigata × *dentata*,
Striga lutea × *elegans*,
Crabbea hirsuta, hybridogene Population,
Gerbera- und *Vernonia*-Hybriden.

Im Anschluß an diese Tatsachen sind zu erwähnen die schönen Bastardpopulationen, welche durch die Arbeit von Cockayne, Allan, Thompson und Simpson in Neuseeland entdeckt wurden. Das getrocknete Belegmaterial, welches sich im Reichsherbar zu Leiden befindet, war zur Demonstration mit aufgestellt. In alphabetischer Anordnung gibt es die nachfolgende Reihe von Kreuzungen:

Aristotelia fruticosa × *serrata*,
Callistemon acuminatus × *lanceolatus*,
Coprosma Banksii × *Colensoi* × *foetidissima*,
Coprosma propinqua × *robusta*,
Coriaria sarmentosa × *lurida* var. *acuminata*,
Coriaria sarmentosa × *thymifolia* var.,
Corokia buddleoides × *cotoneaster*,
Fuchsia excorticata × *perscandens*,
Gnaphalium keriense × *subrigidum*,
Hebe astoni × *laevis*,
Hebe elliptica × *salicifolia* var. *communis*,
Hoheria sexstylosa × *angustifolia*,

Hymenanthera crassifolia var. \times *obovata*,
Muehlenbeckia australis \times *complexa*,
Myrtus bullata \times *obcordata*,
Nothophagus fusca \times *Cliffortioides*,
Nothophagus fusca \times *Solandri*,
Parsonia capsularis \times *heterophylla*,
Ranunculus Buchanani \times *Scott Thomsonii*,
Ranunculus Buchanani \times *Lyallii*.

Außerdem wurde eine Reihe von farbigen Zeichnungen und Photographien ausgestellt, welche einen Einblick geben in die Menschenrassenmischungen Südafrikas. Das Wichtigste dabei mag wohl das Material der Bantukreuzungen sein, wovon bis jetzt nur wenige Daten vorliegen.

Die Resultate der südafrikanischen Reise werden als Band X von „Genetica“ bei Mart. Nyhoff, 's Gravenhage, mit zahlreichen Abbildungen erscheinen. Dr. Lotsy beabsichtigt, alle seine Reisen in derselben Weise erscheinen zu lassen.

Hereditary Ability in Notable Families

W. T. J. Gun

Kensington — London

Abstract

This lecture, which is illustrated by lantern slides, is based on six family charts, selected from a large number which have been drawn up by the lecturer. Of the connections shewn on this occasion, two are English, one Scottish, one Irish, one American and one International. The lecturer's researches have hitherto lain almost exclusively amongst British and American families, he is however able to shew one chart including families of partly Continental origin.

The two English Charts set out the descendants of Sir John St John and Sir George Villiers, both of whom flourished in the early seventeenth century. From these descended a remarkable number of men of note, amongst whom Marlborough, Bolingbroke, the Pitts, Charles Fox, Castlereagh and Henry Fielding may be specially mentioned, also many very prominent women. The descent of character, as well as the descent of ability, is strikingly exemplified in these connections.

The Scottish Chart centres in Sir Walter Scott, and includes others, who have made their names in literature, besides some distinguished in the Church, in Public Affairs and in Art.

The Irish Chart sets out the descendants of one Charles Doyle, who lived in the eighteenth century. Their attainments are extraordinarily varied, but typically Hibernian characteristics predominate.

The American Chart commences with a sister of John Winthrop, the first Governor of Massachusetts and is traced down through eleven generations to the present day, every generation containing at least one man of note, the descent of intellectual qualities is very evident in this case.

The International Chart shews a line of descent from the great English family of Granville to the German family of Bunsen, the latter being connected with the Anglo-French family of Waddington and the latter again with the American family of King. As is fitting each of these families produced a diplomatist of note, they do not however all trace to one common ancestor and are not therefore quite so illustrative of Eugenics as the other connections. they present however features of great interest.

Diskussion

Herr **Flügge**-Berlin wünscht zum Vortrag von Gun

- a) Ausdehnung und Darstellung auf Persönlichkeiten ohne "great ability",
- b) Zerlegung des Begriffes "great ability" in seine Komponenten,
- c) Besondere Unterscheidung zwischen gesunden und partiell defekten Persönlichkeiten innerhalb des Kreises der "great ability".

Dies wird die Auswertung der Forschung erleichtern.

Mr. **D' ArcyPower**-Freiburg: Was the investigation extended to ascertain the race and nationality of the affected families? — What is the birth rate of the group as compound with the norm of surrounding population?

Mr. **Gun**-London: In the case of the families shewn by Mr. Gun in his charts no case of real degeneracy can be found in any of the near relatives.

Über Genombindungen

Gertraud Haase-Bessell

Dresden

Wir haben uns gewöhnt, einen Satz Chromosomen, der alle zur Entwicklung eines bestimmten Organismus notwendigen Gene enthält, nach dem Vorschlag Wincklers ein „Genom“ zu nennen. Es hat sich herausgestellt, daß viele Rassen, Spezies und Arten in ihren Geschlechtszellen zwei und mehr Genome führen. Wir kennen Organismen, die somatisch 16 Genome führen und dies nicht nur nach künstlicher Herstellung, wonach eine Neigung zur Herunterregulierung häufig ist, sondern auch bei stabilisierten Arten, z. B. bei *Nymphaea gigantea*. Durch eine lange Reihe von Untersuchungen sind weiter die Verhältnisse geklärt worden, die eintreten, wenn eine Geschlechtszelle mit einem Genom mit einer solchen verbunden wird, die zwei führt. Bis auf die Fälle, bei denen überhaupt jede Bindung ausblieb (Schmetterlingsbastarde Federleys, Mein Bastard zwischen *Digitalis purpurea* und *D. lutea*) fanden sich dabei so viele Gemini vor, als die Chromosomenzahl des einzelnen Genoms betrug. Es blieb in solchen Fällen unentschieden, ob hier die Bindung zwischen diesem einzigen Genom der einen Seite mit einem der Genome von der anderen erfolgte, oder ob sich die Homologen der Geschlechtszelle des einen Elters zusammengetan hatten. Diese Zweifel bestanden schon bei Rosenbergs klassischem *Drosera*-Bastard. Dieser Forscher deutete die Tatsachen in dem Sinne verschiedener Herkunft, während z. B. Straßburger anderer Meinung war. Im allgemeinen schloß man sich Rosenberg an. Es erregte darum ziemliches Befremden, ja Unglauben, als ich im Jahre 1921 einen Fall veröffentlichte, der keine andere Deutung zuließ, als daß sich auch Genome gleicher elterlicher Herkunft verbinden können. Die Genomzahl von *Digitalis* ist 12. *D. micrantha* führt in der Geschlechtszelle 24 Chromosome, also 2 Genome; *D. lutea* 48 Chromosomen, also 4 Genome, mithin der Bastard 6. Bei anderen Kreuzungen der *D. lutea*

mit tetraploiden *Digitalis*-Arten findet entweder gar keine Bindung statt (*purpurea* + *lutea*), oder aber man findet 24 Gemini und 24 Einzelchromosomen, die sich nach dem *Drosera*-Schema verhalten. Desto auffallender war es nun, daß bei *micrantha-lutea* ohne Ausnahme 36 wohlkonjugierte Chromosomenpaare in der Diakinese auftraten, was nur so erklärt werden konnte, daß sich die übrigen zwei Genome der *lutea* auch zu Gemini zusammengetan hatten. Es war a priori die Möglichkeit nicht von der Hand zu weisen, daß überhaupt ein freier Austausch zwischen sämtlichen vorhandenen Homologen stattfinden konnte. Diese Frage ließ sich an diesem Bastard nicht lösen, da er, wie alle mir bekannten *Digitalis*-Artbastarde, steril ist. Daß es sich nicht um ein ganz vereinzelt Vorkommnis handelte, zeigte sich bald, als Collins und Mann 1923 ähnliche Befunde bei einem *Crepis*-Bastard, Ljungdahl 1924 bei einem *Papaver*-Bastard veröffentlichten. Seither sind noch andere hierhergehörige Fälle aufgefunden worden. Es lassen sich dafür auch zytologische Indizien bringen. Bei der Rose „*Konrad Ferdinand Mayer*“, einer *Rugosa*-Hybride, die 4 Genome führt, kommt es vor, daß in der Diakinese vier Chromosome Ringe bilden, also end-to-end zusammenhängen. Es handelt sich bei dieser Ringbildung sicher um etwas anderes als bei den *Oenothera*-Bastarden, wo sie wohl als fortbestehendes somatisches Spirem zu deuten sind. Hier bei der Rose sind es mit großer Wahrscheinlichkeit die vier Homologen, die sich zusammengefunden haben und nun in freier Wahl zu Paarlingen verbinden können, eine Wahl, die im allgemeinen schon früher fällt.

Es mußte nun sofort die Frage auftauchen, ob nicht in den Fällen stabilisierter polygenomatischer Arten mit gerader Genomzahl eine Bindung der Genome, die aus einer Geschlechtszelle stammen, oder überhaupt ein freies Mendeln aller vorhandenen homologen Chromosome stattfinden kann. Diese Frage läßt sich nur durch Kreuzungsanalyse lösen. Dazu eignete sich in erster Linie *Digitalis purpurea*, die in ihren Gartenformen stark mutiert ist, besonders hinsichtlich ihrer Blütenfarben. Die *D. purpurea* ist von mir eingehend analysiert worden, bis 1923 die Inflation meinen Untersuchungen ein Ziel setzte, die ich erst kürzlich mit Hilfe der Notgemeinschaft der deutschen Wissenschaft, wenn auch im kleinen Maßstab, wieder aufnehmen konnte. Es zeigten sich zunächst von der angenommenen Formel für Blütenfarben verschiedene sehr auffallende Abweichungen nach der Richtung, daß plötzlich in rezessiven Linien dominante Faktoren in die Erscheinung traten. So fanden sich in einer reinen Linie weißer Pflanzen

mit gelben Saftmalen und Antheren (alba rezessiv) weiße Pflanzen mit roten Saftmalen und Antheren (alba dominant) und rote Individuen. Die Stammpflanze war in einem wichtigen Faktor für Farbstoffbildung „F“ heterozygot gewesen. Sowohl zu „F“, wie zu „f“ war aber nun der dominante Rotfaktor getreten, wodurch im ersten Falle rote, im zweiten alba dominant-Pflanzen entstanden waren. Oder es erschienen nach der Kreuzung zweier alba rezessiv-Linien alba dominant-Pflanzen. Oder eine herausgezogene alba rezessiv verhielt sich in ihrer Nachkommenschaft wie eine *purpurea*-Heterozygote, mußte also versteckte dominante Rotfaktoren in ihrer Formel geführt haben, wenn man nicht an eine Mutation denken wollte. Und vieles anderes mehr. Alle diese abweichenden Fälle erklärten sich rest- und zwanglos, wenn man das freie Mendeln der vier vorhandenen homologen Chromosomen annimmt.

Wir dürfen nach den Forschungen von Goldschmidt und F. v. Wettstein annehmen, daß die Dominanz eines Gens in vielen Fällen von seiner quantitativen Wirkung abhängt, daß ein Gen z. B. in zweifacher Portion rezessiv, in dreifacher dominant ist. Es ist wahrscheinlich, daß dies gerade bei den mit den Blütenfarben zusammenhängenden Genen zutrifft.

Wenn z. B. bei einer Pflanze der Rotfaktor „R“ einmal, „r“ dagegen dreimal vertreten ist, so wird die Pflanze weiß aussehen. Bei Selbstung wird diese Pflanze mit und ohne Autosynthese 25% rote und 75% weiße Pflanzen bringen (natürlich, wenn alle übrigen notwendigen Gene vorhanden sind); aber nur bei Autosynthese werden in der F_2 der $R R r r$ -Pflanzen rote Homozygoten und weiße Pflanzen erscheinen.

1.

		P		
		R r	r r	
		F ₁		
1		R r	R r	} rot 1
2		R r	r r	
1		r r	r r	} weiß 3
		F ₂		
		R r	R r	
		R r		= rot 100%

2.

			P		
		R	r	r	r
		Rr		rr	
		1		1	
			F ₁		
1	R R	rr	}	rot	
2	R r	rr		weiß	
1	r r	rr			
			F ₂ von R R r r		
R R		Rr		rr	
1		4		1	
1	R R	R R	}	rot	3
8	R R	R r		weiß	1
18	R R	r r			
8	R r	r r	}	weiß	1
1	r r	r r			
36					

Ebenso werfen R R R r, also rote Pflanzen, bei Autosynthese über die R R r r F₁ in der F₂ homozygote weiße und rote Pflanzen ab, während ohne diese in diesem Falle nur wieder rote Heterozygoten erscheinen.

3.

			P	
	R R	Rr		
		F ₁		
1	R R	R R	}	rot
2	R R	R r		rot
1	R r	R r		
		F ₂ R r R r		
Rr	Rr	= rot	100%	

Da meine Stämme bis zur F₃ gezogen wurden, ließen sich die einzelnen Fälle nachprüfen. Immer stimmten die aufgetretenen Farben mit der Erwartung überein. Für den statistischen Beweis konnte ich leider nicht die nötige hohe Zahl von Pflanzen in den einzelnen Familien ziehen. \

4.

	P	
	R R R r	
	R R R r	
	1 1	
	F ₁	
1	R R R R	
2	R R R r	alle rot
1	R R r r	
	F ₂ von R R r r	
1	R R R R	} rot 3
8	R R R r	
18	R R r r	
8	R r r r	} weiß 1
1	r r r r	

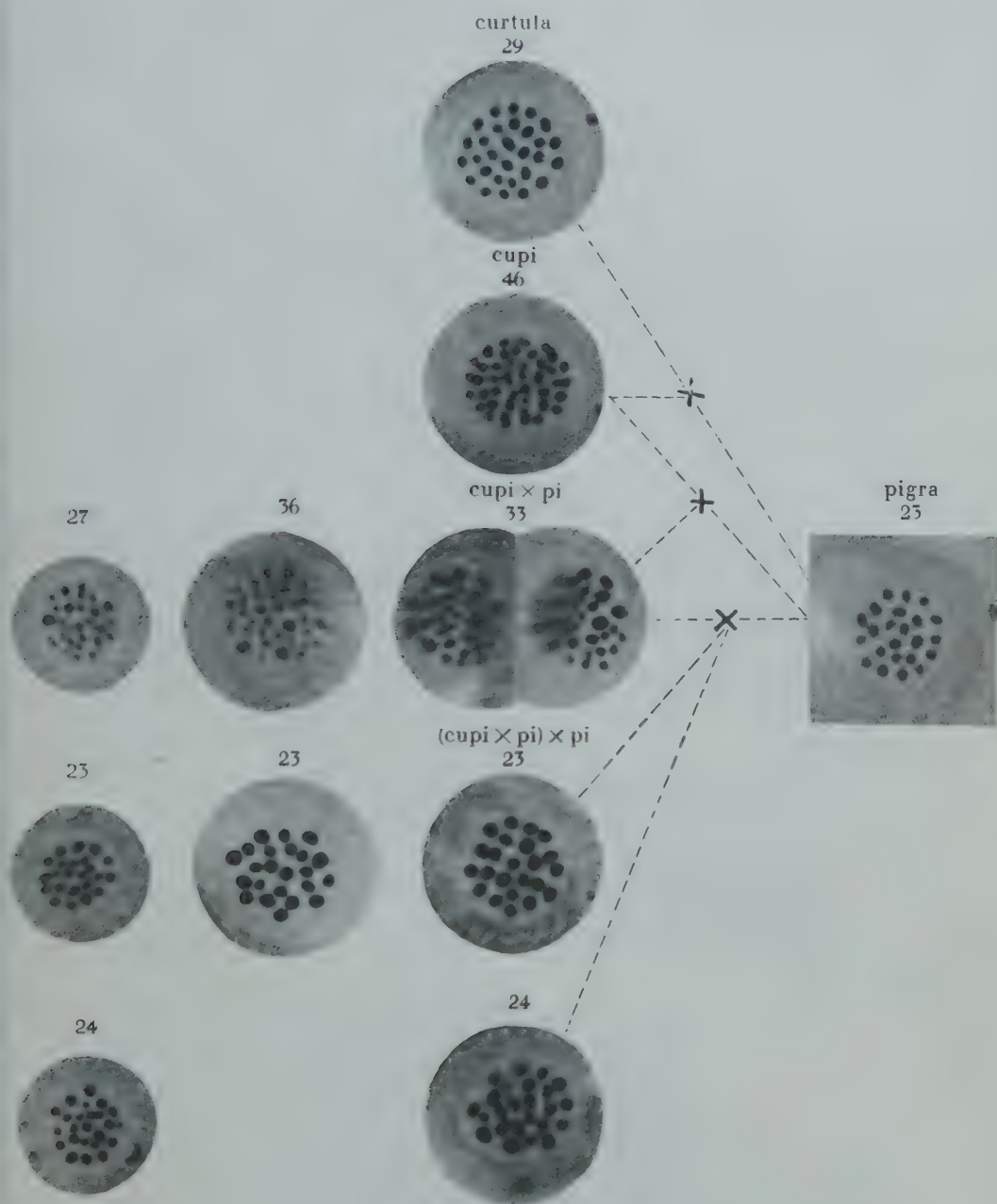
Anbei das Schema der Blütenfarbenformeln für *Digitalis*. „C“ bedingt dabei weiße, „c“ gelbe Grundfarbe. „F“ ist der erwähnte notwendige Faktor für rote Farbstoffbildung, doch zeigen die „f“ bei Vorhandensein der Rotfaktoren „Pal“ Rot in Saftmalen und Antheren. Rotgene-„Pal“ gibt es zwei verschiedene, „Pal¹“ und „Pal²“, wobei Pal¹ notwendig für Pal² ist. Aurora und Bläßrosa besitzen je ein paralleles Gene zu Pal¹, „Pal^b“ und „Pal^c“, die mit schwachen Pal² Mittelrote ergeben, die sich schwer von denen der Pal¹ unterscheiden lassen, in der Nachkommenschaft natürlich wieder herausmendeln.

Auch in einem anderen Digitalisfaktor, der in vierfach rezessiver Form eine Umwandlung der Korolle in Staubblätter, das Erscheinen von Blüten mit 10 solchen bewirkt, spricht für die angenommene These. Die einfachsten Rezessiven (Hept hept hept hept; Hept, Hept, hept, hept; Hept, Hept, Hept, hept) zeigen eine gradweis geringere Ausbildung der Abnormität. So hat sich mit an Gewißheit grenzender Wahrscheinlichkeit bei *Digitalis purpurea* ein Mendeln der vier homologen Chromosomen feststellen lassen. Es wird dadurch das Auftauchen dominanter Merkmale in rezessiven Linien verständlich, das bislang ein Kreuz der Mendelforscher war, und durch Rückmutationen, d. h. mit der Flucht ins Unbekannte erklärt werden mußte. Manche andere, bislang unaufgeklärte Vererbungserscheinung wird sich dadurch lösen lassen. Nicht hierher rechne ich die falschen Bastarde, die bei den *Digitalis*-Artkreuzungen vielfach auftreten.

alba rez.	C C C C	F F F F	pal ¹ pal ¹ pal ¹ pal ¹	Pal ² oder pal ²
	C C C̄ c	F F F f	Pal ¹ pal ¹ pal ¹ al ¹	
	C C c c	F F f f	Pal ¹ Pal ¹ Pal ¹ Pal ¹	
		F f f f	Pal ¹ Pal ¹ Pal ¹ pal ¹	
		f f f f	Pal ¹ Pal ¹ pal ¹ pal ¹	
alba dom.	C C C C	f f f f	Pal ¹ Pal ¹ Pal ¹ Pal ¹	Pal ² oder pal ²
	C C C c	F f f f	Pal ¹ Pal ¹ Pal ¹ pal ¹	
	C C c c		Pal ¹ Pal ¹ pal ¹ pal ¹	
aurora	C C C C	F F F F	Pal ^{1b} Pal ^{1b} Pal ^{1b} Pal ^{1b}	pal ²
	C C C c	F F F f	Pal ¹ Pal ^{1b} Pal ^{1b} Pal ^{1b}	
	C C c c	F F f f	Pal ¹ Pal ^{1b} Pal ^{1b} pal ¹	
			Pal ^{1b} Pal ^{1b} pal ¹ pal ¹	
alba rosea	C C C C	F F F F	Pal ^{1c} Pal ^{1c} Pal ^{1c} Pal ^{1c}	pal ²
	C C C c	F F F f	Pal ¹ Pal ^{1c} Pal ^{1c} Pal ^{1c}	
	C C c c	F F f f	Pal ¹ Pal ^{1c} Pal ^{1c} pal ¹	
			Pal ^{1c} Pal ^{1c} pal ¹ pal ¹	
rosea	C C C C	F F F F	Pal ¹ Pal ¹ Pal ¹ Pal ¹	pal ²
	C C C c	F F F f	Pal ¹ Pal ¹ Pal ¹ pal ¹	
	C C c c	F F f f	Pal ¹ Pal ¹ pal ¹ pal ¹	
purpurea	C C C C	F F F F	Pal ¹ Pal ¹ Pal ¹ Pal ¹	Pal ² Pal ² Pal ² Pal ²
	C C C c	F F F f	Pal ¹ Pal ¹ Pal ¹ pal ¹	Pal ² Pal ² Pal ² pal ²
	C C c c	F F f f	Pal ¹ Pal ¹ pal ¹ pal ¹	Pal ² Pal ² pal ² pal ²
lutea	c c c c	F F F F	pal ¹ pal ¹ pal ¹ pal ¹	Pal ² oder pal ²
	C c c c	F F F f	Pal ¹ pal ¹ pal ¹ pal ¹	
		F F f f		
		F f f f	Pal ¹ Pal ¹ Pal ¹ Pal ¹	
		f f f f	Pal ¹ Pal ¹ Pal ¹ pal ¹	
lutea dom.	c c c c	f f f f	Pal ¹ Pal ¹ Pal ¹ Pal ¹	Pal ² oder pal ²
	C c c c	F f f f	Pal ¹ Pal ¹ Pal ¹ pal ¹	
			Pal ¹ Pal ¹ pal ¹ pal ¹	
carnea hell	c c c c	F F F F	Pal ^{1c} Pal ^{1c} Pal ^{1c} Pal ^{1c}	pal ²
	C c c c	F F F f	Pal ¹ Pal ^{1c} Pal ^{1c} Pal ^{1c}	
		F F f f	Pal ¹ Pal ^{1c} Pal ^{1c} pal ^{1c}	
carnea	c c c c	F F F F	Pal ^{1c} Pal ^{1c} Pal ^{1c} pal ¹	pal ²
	C c c c	F F F f	Pal ¹ Pal ¹ Pal ¹ pal ¹	
		F F f f	Pal ¹ Pal ¹ pal ¹ pal ¹	
lutea purp.	c c c c	F F F F	Pal Pal Pal Pal	Pal ² Pal ² Pal ² Pal ²
	C c c c	F F F f	Pal ¹ Pal ¹ Pal ¹ pal ¹	Pal ² Pal ² Pal ² pal ²
		F F f f	Pal ¹ Pal ¹ pal ¹ pal ¹	Pal ² Pal ² pal ² pal ²

Discussion

Mr. **Huskins**-London: I have had the privilege of seeing the *Digitalis* preparations of Mr. W. C. F. Newton. He concludes the basic chromosome number of this genus to be 14. *Digitalis ambigua* and *Digitalis purpurea* have 56 chromosomes. The F_1 is not quite sterile, and gives fertile tetraploids with 112 chromosomes. In *Digitalis purpurea* and *Digitalis ambigua* there is a suggestion of secondary pairing which may cause the haploid number of chromosomes to appear lower than 28. *Digitalis viridiflora* has also 56 chromosomes. These counts are from both roottip, and pollen mother-cell divisions.



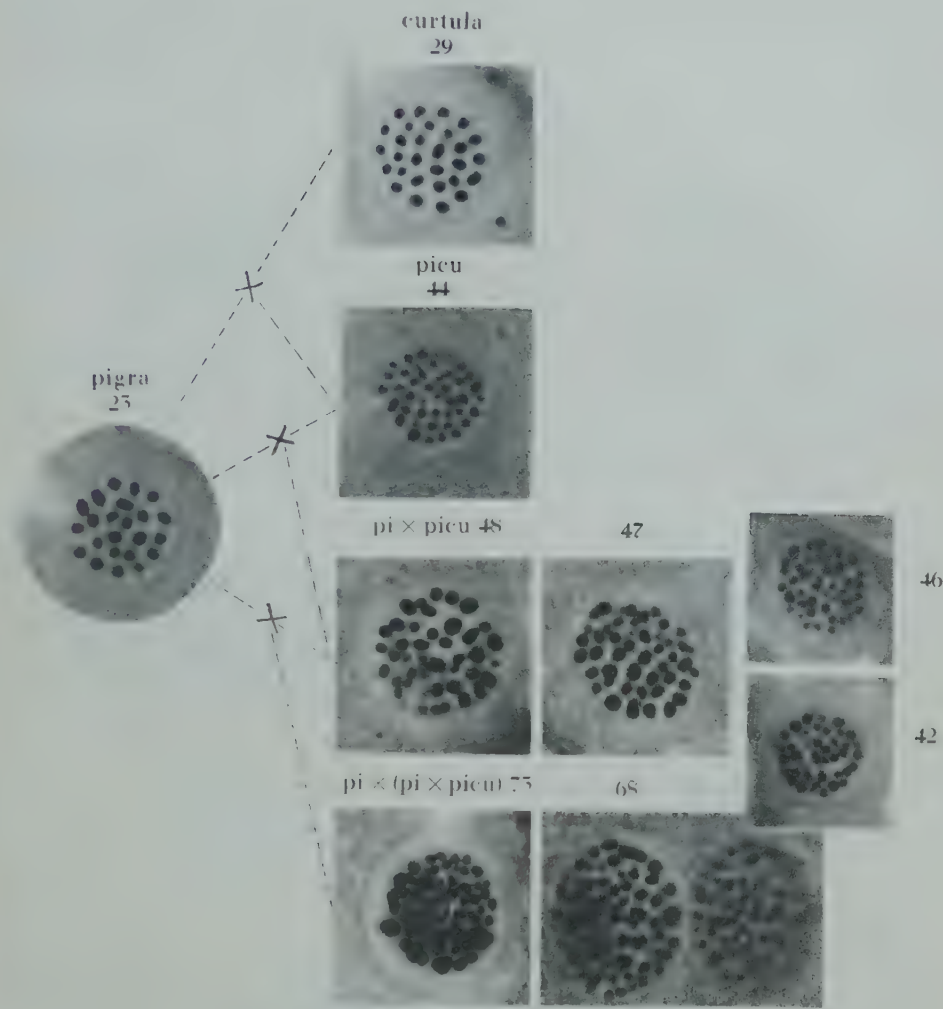


Fig. 1

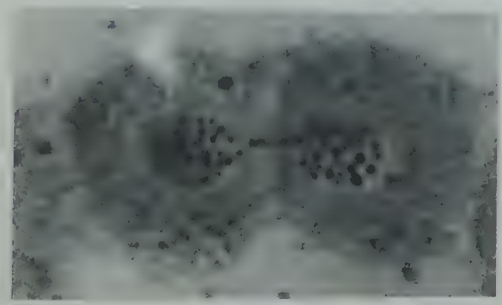
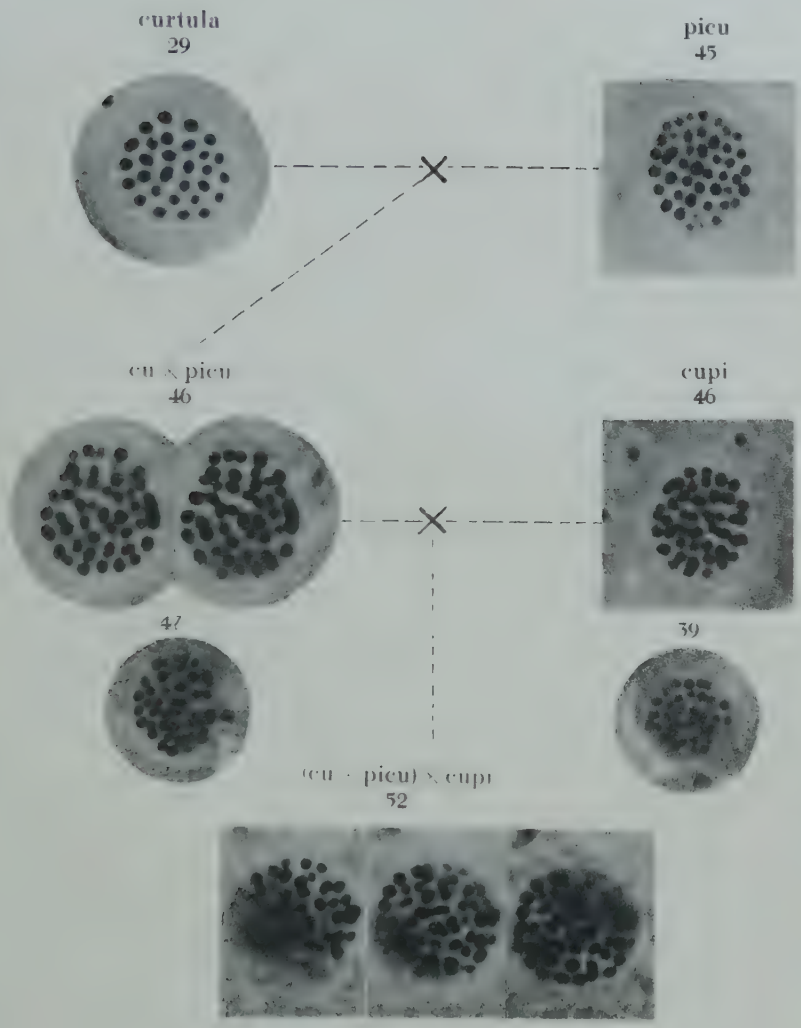


Fig. 2



Couverture de l'ailé



Region dorso - lombaire



Rémige
Secondaire



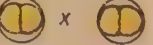
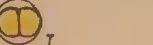

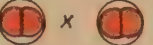
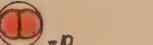

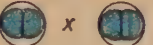
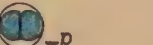

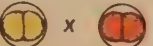
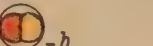

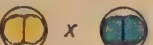
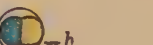

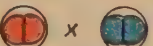
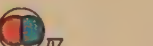

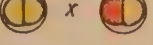



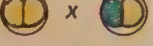
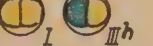


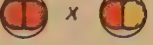



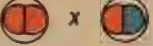



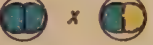



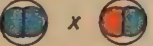



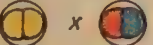



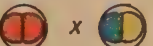



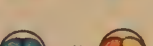



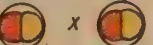











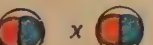





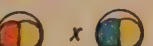












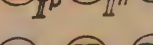




12
Nuque



Rémige
Secondaire



Plate V. Combination of 21 Parents and the Blood Group of the Children to be born thereby.

UNION		PARENTS	CHILDREN
Homozygote x Homozygote	I x I	 x 	 I
	II ^p x II ^p	 x 	 II ^p
	III ^p x III ^p	 x 	 III ^p
	i x II ^p	 x 	 II ^h
	I x III ^p	 x 	 III ^h
	II ^p x III ^p	 x 	 IV
Homozygote x Heterozygote	I x II ^h	 x 	 I  II ^h
	i x III ^h	 x 	 I  III ^h
	II ^p x II ^h	 x 	 II ^p  II ^h
	II ^p x IV	 x 	 II ^p  IV
	III ^p x III ^h	 x 	 III ^p  III ^h
	III ^p x IV	 x 	 III ^p  IV
	I x IV	 x 	 I  III ^h
	II ^p x III ^h	 x 	 II ^p  IV
	III ^p x II ^h	 x 	 III ^p  IV
Heterozygote x Heterozygote	II ^h x II ^h	 x 	 II ^p  II ^h  II ^h  I
	III ^h x III ^h	 x 	 III ^p  III ^h  III ^h  I
	IV x IV	 x 	 II ^p  IV  IV  III ^p
	II ^h x III ^h	 x 	 I  II ^h  III ^h  IV
	II ^h x IV	 x 	 II ^p  II ^h  III ^h  IV
	III ^h x IV	 x 	 III ^p  II ^h  III ^h  IV

T. Furuhashi

Photolith. v. Bogdan Gisevius, Berlin

Plate VI. Presumption of Child by the Blood Group of its Father and Mother.












































































































































































No.	The Blood Groups of Parents		The Blood Groups of Child.					
	Mother	Father	I	II ^p	II ^h	III ^p	III ^h	IV
1	I	I						
2		II ^p						
3		II ^h						
4		III ^p						
5		III ^h						
6		IV						
7	II ^p	I						
8		II ^p						
9		II ^h						
10		III ^p						
11		III ^h						
12		IV						
13	II ^h	I						
14		II ^p						
15		II ^h						
16		III ^p						
17		III ^h						
18		IV						
19	III ^p	I						
20		II ^p						
21		II ^h						
22		III ^p						
23		III ^h						
24		IV						
25	III ^h	I						
26		II ^p						
27		II ^h						
28		III ^p						
29		III ^h						
30		IV						
31	IV	I						
32		II ^p						
33		II ^h						
34		III ^p						
35		III ^h						
36		IV						

Plate VII. Presumption of Father by the Blood Group of his Child and its Mother.

No.	Mother	Child	The Blood Group of Father					
			I	II ^p	II ^h	III ^p	III ^h	IV
1	I 	I 						
2		II ^p 						
3		II ^h 						
4		III ^p 						
5		III ^h 						
6		IV 						
7	II ^p 	I 						
8		II ^p 						
9		II ^h 						
10		III ^p 						
11		III ^h 						
12		IV 						
13	II ^h 	I 						
14		II ^p 						
15		II ^h 						
16		III ^p 						
17		III ^h 						
18		IV 						
19	III ^p 	I 						
20		II ^p 						
21		II ^h 						
22		III ^p 						
23		III ^h 						
24		IV 						
25	III ^h 	I 						
26		II ^p 						
27		II ^h 						
28		III ^p 						
29		III ^h 						
30		IV 						
31	IV 	I 						
32		II ^p 						
33		II ^h						
34		III ^p						
35		III ^h						
36		IV						

[illegible]

PRINTED IN U.S.A.



3 8198 301 946 610
UNIVERSITY OF ILLINOIS AT CHICAGO

QH
431
A116
1927
vol.1

INTERNATIONAL CONGRESS OF
GENETICS

PROCEEDINGS

